

SÉRIE A N° 932
N° D'ORDRE : 1755

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Edgar ZAEPFFEL

Ancien élève de l'école Normale supérieure
Professeur agrégé au Lycée Hoche.

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU GÉOTROPISME.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *4* ~~2~~ **Juin 1923, devant la Commission d'examen.**

MM. MOLLIARD..... *Président.*

Léon BERTRAND. }
WINTREBERT.... } *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRIES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1923



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552828_0019



SÉRIE A N° 932
N° D'ORDRE : 1755

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Edgar ZAEPFFEL

Ancien élève de l'école Normale supérieure
Professeur agrégé au Lycée Hoche.

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU GÉOTROPISME.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le ~~2~~ ⁴ **Juin 1923, devant la Commission d'examen.**

MM. MOLLIARD..... *Président.*
Léon BERTRAND. } *Examineurs.*
WINTREBERT.... }

PARIS

MASSON ET C^{ie}. ÉDITEURS

LIBRAIRIES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1923

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen MOLLIARD, *Professeur*. Physiologie végétale.

Doyen honoraire . . . P. APPELL.

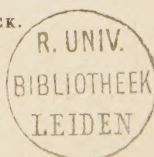
Professeurs honoraires. { P. PUISEUX.
VÉLAIN.
BOUSSINESQ.
PRUVOT.

Professeurs

Émile PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure.
KÖNIGS Mécanique physique et expérimentale.
GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
HALLER Chimie organique.
JOANNIS Chimie (Enseignement P. C. N.).
JANET Électrotechnique générale.
WALLERANT Minéralogie.
ANDOYER Astronomie.
PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
HAUG Géologie.
H. LE CHATELIER Chimie générale.
Gabriel BERTRAND Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.
CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).
C. CHABRIÉ Chimie appliquée.
G. URBAIN Chimie minérale.
Émile BOREL Calcul des probabilités et Physiq. mathém.
MARCHIS Aviation.
Jean PERRIN Chimie physique.
ABRAHAM Physique.
CARTAN Mécanique rationnelle.
Cl. GUICHARD Géométrie supérieure.
LAPICQUE Physiologie.
GENTIL Géographie physique.
VESSIOT Théorie des groupes et calcul des variations.
COTTON Physique générale.
DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
C. FABRY Physique.
Charles PÉREZ Zoologie
Léon BERTRAND Géologie appliquée et géologie régionale.
DANGEARD Botanique.
LESPIEAU Théories chimiques.
LEDUC Physique théorique et Physique céleste.
MONTEL Mathématiques générales.
MAURAIN Physique du globe.
RABAUD Biologie expérimentale.
WINTREBERT Anatomie et physiologie comparées.

HÉROUARD Zoologie.
Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.).
SAGNAC Physique théorique et Physique céleste.
PORTIER Physiologie.
BLAISE Chimie organique.
PÉCHARD Chimie (Enseignement P. C. N.)
AUGER Chimie analytique.
M. GUICHARD Chimie minérale.
GUILLET Physique.

Secrétaire Daniel TOMBECK.



CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU GÉOTROPISME

Par **EDGAR ZAEPFFEL**

ANCIEN ÉLÈVE DE L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE
PROFESSEUR AGRÉGÉ AU LYCÉE HOCHÉ

INTRODUCTION

Les directions généralement opposées des tiges et des racines, ainsi que l'orientation des feuilles, ont été l'objet d'un nombre considérable d'observations et d'expériences. C'est Dodart, en 1700, qui signala le premier que les tiges s'élèvent dans l'air, tandis que les racines s'enfoncent dans le sol. En 1758, Duhamel du Monceau montra, dans sa *Physique des arbres*, que les tiges et les racines se dirigent respectivement, les premières, vers le haut, dans l'air, les secondes, vers le bas, dans la terre, indépendamment de l'air, de la lumière et de l'humidité. Enfin, Knight, en 1806, mit en évidence le rôle de la gravitation dans l'orientation des divers organes végétaux; mais, s'il démontrait que la pesanteur est ainsi la cause des directions opposées des tiges et des racines, il ne donnait pas, du mécanisme de cette action, une explication satisfaisante.

Depuis cette époque, de nombreuses recherches ont permis de préciser bien des particularités de cette influence de la pesanteur sur l'orientation des végétaux. Mais il serait fort difficile de citer tous les botanistes qui ont contribué à l'étude de cette question. Aussi ne citerai-je, au cours de ce travail, que quelques-uns d'entre eux, ceux qui ont fait connaître des faits particulièrement importants et ceux qui ont introduit des conceptions nouvelles dans l'interprétation du phénomène.

Théorie statolithique.

Si les tiges et les racines présentent des orientations inverses, si elles possèdent, comme on dit, les premières, un *géotropisme négatif*, les autres, un *géotropisme positif*, c'est donc que la pesanteur agit sur ces organes et détermine en eux une certaine excitation à laquelle ils répondent de façons différentes. Mais sur quels éléments des tiges et des racines la pesanteur agit-elle directement? En quoi peut consister son action? Comment l'organe, ayant subi cette action, réagit-il, et par quel mécanisme parvient-il à réaliser son orientation habituelle?

Une théorie assez récente, la théorie statolithique, permet d'interpréter simplement le début du phénomène. Rappelons donc brièvement et l'origine et le principe de cette théorie.

Les zoologistes [Verworn (1888), Kreidl (1893), etc.] ont montré le rôle des otolithes et des otocystes, dans le sens de l'orientation, chez les Invertébrés : aussi appellent-ils, maintenant, ces organes des *statolithes* et des *statocystes*. Or, en 1892, Noll suggéra que les plantes subissent peut-être l'action de la pesanteur de la même manière que les animaux : les plantes ne renferment-elles pas des éléments mobiles, à l'intérieur de certaines cellules, et capables de se placer, par rapport au reste du protoplasme, suivant l'ordre des densités?

En 1900, Haberlandt et Nemec signalèrent effectivement, dans les tiges et dans les racines, des éléments mobiles. Ces éléments sont des grains d'amidon ; on ne les observe que dans certaines cellules, où ils s'appuient toujours sur la paroi inférieure. Quand un organe végétal est déplacé de sa position normale, quand une tige principale est, par exemple, couchée horizontalement, ces grains d'amidon particulier tombent à l'intérieur des cellules qui les renferment : ils s'appuient alors sur des parois cellulaires longitudinales, au lieu d'être en contact avec des parois morphologiquement inférieures.

Les grains d'amidon mobile se déplacent donc et s'orientent dans les cavités qui les renferment, comme les statolithes des Invertébrés. Du contact des grains mobiles avec les parois cellulaires longitudinales résulte-t-il une certaine excitation? Cette excitation ne détermine-t-elle pas une certaine réaction, précisément la réaction géotropique?

Les grains d'amidon mobile sont souvent appelés *statolithes*. La théorie qui leur attribue un rôle dans le géotropisme est la *théorie statolithique*.

Cette théorie introduit ainsi une notion intéressante dans l'interprétation du géotropisme. Elle nous permet d'imaginer sur quels éléments la pesanteur agit effectivement. Mais elle ne nous permet pas de comprendre la nature véritable de l'excitation qui résulte du contact des grains d'amidon avec certaines parois cellulaires. Elle ne nous montre pas non plus ni pourquoi, ni comment, un organe ainsi excité réagit à cette excitation. C'est à l'étude de ces problèmes qu'est consacré ce mémoire.

Plan.

Au début de mes recherches sur le géotropisme, je n'ai d'abord étudié le phénomène que chez les feuilles primordiales de quelques Graminées, *Avena sativa*, *Panicum italicum*, etc., feuilles primordiales souvent appelées coléoptiles, ou encore cotylédons. Les raisons qui m'ont déterminé à choisir ce matériel d'étude sont les suivantes :

1^o Les feuilles primordiales de Graminées présentent un géotropisme très net ;

2^o L'amidon mobile y est bien caractérisé ;

3^o Enfin, les germinations de ces plantes ne possèdent pas de ramifications ; il est dès lors possible de ne se poser, à leur sujet, que le problème du géotropisme négatif typique ou *parallélotropisme*, et de laisser de côté, dans une première étude, tout géotropisme atténué ou *clinotropisme*.

Par la suite, j'ai abordé l'étude du géotropisme négatif des tiges principales, du géotropisme positif des racines principales et du géotropisme transversal des feuilles. J'ai pu me convaincre que :

1^o Le mécanisme de l'excitation géotropique est absolument le même pour les feuilles primordiales de Graminées, pour les tiges et les racines principales, ainsi que pour les feuilles ordinaires ;

2^o Les réactions diverses orientant les germinations de Graminées et les tiges vers le haut, les racines vers le bas, les feuilles transversalement résultent simplement des différences anatomiques qui existent entre ces divers organes.

Dans ces conditions, j'ai, pour la simplicité et la clarté de l'exposition, adopté le plan suivant :

Dans un premier chapitre, après avoir rappelé les particularités les plus importantes du géotropisme, j'ai recherché quel peut être le rôle de l'amidon mobile dans la perception de l'excitation géotropique.

J'ai étudié, dans un second chapitre, le mécanisme de la réaction géotropique, d'abord pour les feuilles primordiales de Graminées et pour les tiges principales, ensuite pour les racines principales, enfin pour les feuilles.

Dans un troisième chapitre, je me suis occupé de la nature et de l'origine des grains d'amidon mobile, ainsi que de la cause de leur motilité. Cette étude conduit, comme nous le verrons, à concevoir la possibilité d'un géotropisme, malgré l'absence de tout amidon mobile, et à comprendre le mécanisme et l'origine du géotropisme atténué des branches et des radicelles.

CHAPITRE PREMIER

L'EXCITATION GÉOTROPIQUE

Section I.

Particularités fondamentales du géotropisme.

§ 1. LOCALISATION DE LA SENSIBILITÉ ET DE LA RÉACTION GÉOTROPIQUES. — Lorsqu'une tige ou une racine, déplacée de sa position normale, a tendance à reprendre la position verticale, toutes les portions de l'organe ne se comportent pas de la même façon. La réaction géotropique se manifeste par une courbure qui n'amène dans la direction verticale que le sommet de la tige, alors vers le haut, ou l'extrémité de la racine, dans ce cas vers le bas. Ce qui semble nécessaire, ce n'est pas que toute la tige ou toute la racine, mais simplement l'extrémité, soit dans la position verticale. Tout se passe comme si les portions terminales seules des tiges et des racines principales étaient sensibles à l'action de la pesanteur.

Dès 1872, Cisielski, puis, en 1881, Ch. Darwin, ont effectivement montré qu'il en est ainsi pour les racines. Si on enlève la pointe d'une racine sur une longueur de 2 millimètres, cette racine perd la faculté de répondre à toute excitation géotropique ; pourtant, la zone qui, dans la racine intacte, réalise ordinairement la courbure géotropique, n'est pas atteinte, puisqu'elle ne commence qu'à 3 millimètres environ de l'extrémité.

Ch. Darwin pouvait donc distinguer une *zone sensible* à l'action de la pesanteur, localisée à l'extrémité de la racine, et une *zone de réaction* s'étendant un peu plus haut, dans la région en voie d'allongement.

Ces conclusions ont été confirmées par les belles expériences de Czapek, en 1895 (fig. 1). Il installait, à l'extré-

mité d'une racine, un petit tube de verre, fermé à une extrémité et par suite en forme de capuchon, petit tube coudé à angle droit. Sous l'action de la pesanteur, une courbure convenable de la région subterminale amène l'extrémité dans la position verticale ; ensuite, la croissance se poursuit sans aucune autre courbure, quelle que soit l'orientation

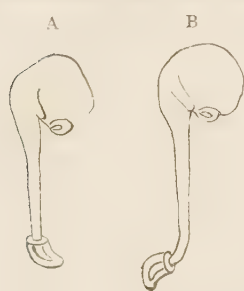


Fig. 1. — Germination de *Lupinus albus*. La racine, munie de son capuchon, est installée dans la position A. Après vingt-quatre heures, la courbure géotropique est effectuée, en B (d'après Czapek).

de l'ensemble de la racine, pourvu que l'extrémité en soit bien verticale et dirigée vers le bas.

Bien que d'autres auteurs, comme Auguste Piccard (1904), aient montré que la sensibilité géotropique de la racine n'est pas uniquement localisée dans le voisinage immédiat de son extrémité, il n'en est pas moins vrai que, à ce niveau, la sensibilité géotropique présente un maximum considérable : les conclusions de Ch. Darwin demeurent exactes.

Dans les organes aériens, dans les tiges, en particulier, il est, au contraire, généralement impossible de séparer la zone de perception de la zone de réaction. Pourtant cette séparation est fort nette dans les feuilles primordiales de Graminées.

Lorsqu'on place horizontalement une plantule de Panicée, de *Panicum italicum*, par exemple, on observe une courbure de la portion qui s'étend entre la feuille primordiale et la graine, portion souvent appelée axe hypocotylé ; cette courbure se poursuit jusqu'à ce que la partie supérieure de la germination, et plus particulièrement la feuille primordiale, soit redressée verticalement (fig. 2, A). Il est donc logique de considérer que la feuille primordiale est ici le siège de la sensibilité géotropique. D'ailleurs, une curieuse expérience de Francis Darwin (1904) justifie pleinement cette conclusion (fig. 2, BB') ; introduisant la feuille primordiale dans un petit tube de verre maintenu horizontalement, on constate que l'axe hypocotylé se relève par une courbure qui s'exagère jusqu'à former une boucle complète. Dans l'hy-

pothèse d'une localisation de la sensibilité, ce résultat se comprend aisément : placée horizontalement, la feuille primordiale subit l'excitation géotropique ; une courbure de la plantule en résulte, courbure qui, si le sommet n'était pas immobilisé, le ramènerait dans la position verticale ; comme le sommet est immobilisé, la courbure produite détermine le relèvement de la base ; mais, malgré cette déformation de la plantule, le sommet demeure horizontal, puisqu'il est maintenu dans un tube horizontal ; dans ces conditions, l'excitation géotropique persiste, la réaction se poursuit et la courbure continue à s'effectuer tant que dure l'expérience ; la courbure s'exagère ainsi jusqu'à dessiner une boucle complète.

L'Avoine (*Avena sativa*), dont les germinations ont été

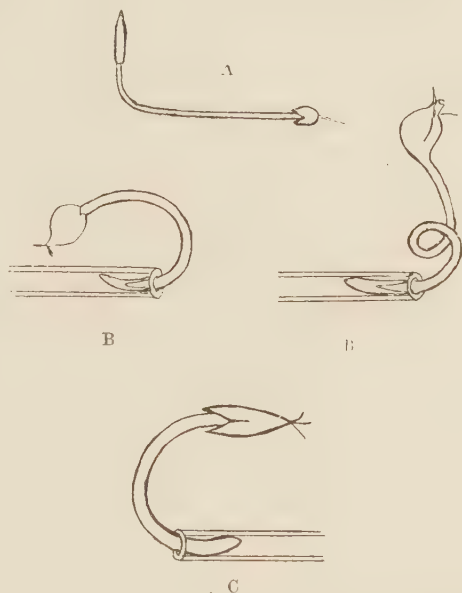


Fig. 2. — A. Germination de *Panicum italicum*.

La plantule, placée horizontalement, a effectué sa réaction géotropique par courbure de l'axe hypocotylé. — BB', germination de *Setaria italica*. Le cotylédon est immobilisé dans un petit tube horizontal : l'axe hypocotylé, effectuant la réaction géotropique, dessine une courbe souvent assez accentuée pour former une boucle (d'après Fr. Darwin). — C. Germination d'*Avena sativa*. Le feuille primordiale, dont le sommet est maintenu immobile dans un tube horizontal, effectue, vers le haut, une courbure pouvant atteindre 180°.

spécialement étudiées au point de vue de l'héliotropisme, est également intéressante à considérer au point de vue du géotropisme. Il est facile de montrer que la sensibilité géotropique y est considérable au sommet de la feuille primordiale. Il suffit, pour cela, de reprendre l'expérience de F. Darwin, ainsi que je l'ai fait, en immobilisant le sommet d'une germination d'Avoine, sur une longueur de quelques millimètres, dans un petit tube maintenu horizontalement ; on

voit que la base se relève ; celle-ci devient ainsi verticale, l'ensemble de la germination dessinant à peu près un quart de cercle ; mais la courbure ne s'arrête pas alors ; elle se poursuit encore jusqu'à dessiner un demi-cercle, de telle sorte que la base est entraînée au delà de la position verticale (fig. 2, C). Cette expérience peut être évidemment interprétée comme celle sur les *Panicées*.

Il résulte de ce qui précède que, dans un organe végétal, susceptible de s'orienter sous l'action de la pesanteur, il existe une *zone sensible*, capable d'enregistrer l'*excitation géotropique*, et une *zone de réaction*, qui réalise la courbure géotropique. Ces deux zones se confondent approximativement dans les tiges ; elles sont, au contraire, plus ou moins distinctes dans les racines et dans les germinations des Graminées. Lorsque les deux zones ne sont pas confondues, l'excitation doit nécessairement *se propager* depuis la zone de perception jusqu'à la zone de réaction.

§ 2. EXCITATION, LATENCE ET RÉACTION. — Pour en finir avec les généralités classiques sur le géotropisme, rappelons qu'un organe soumis à l'action de la pesanteur ne réagit pas immédiatement. L'action de la pesanteur doit s'exercer pendant un certain temps dont on a pu déterminer la valeur minima. Un certain temps s'écoule encore avant le début de la réaction. Enfin, cette dernière se produit ; elle se produit d'ailleurs même si, alors, la plante est soustraite à l'action de la pesanteur, étant installée sur un clinostat ; elle se produit encore si, les zones de perception et de réaction étant distinctes, on supprime à ce moment la zone de perception, comme dans les expériences de Ch. Darwin sur les racines étêtées.

Le géotropisme est donc un *phénomène d'induction* ; il existe un *temps nécessaire d'excitation géotropique*, ou, comme on dit, de *présentation* ; puis, après un *temps de latence* ou de *mémoire*, la *réaction* se produit.

Lorsque les zones de réaction et de perception sont séparées, la période de latence correspond, du moins en partie, à la propagation de l'excitation jusqu'à la zone de réaction.

Quel rapport peut-il y avoir entre l'amidon mobile et toutes les notions que nous venons de rappeler : zone de perception, zone de réaction, temps de présentation, temps de latence, temps de réaction? Pour répondre à cette question, étudions d'abord, surtout d'après les observations d'Haberlandt et de Nemec, comment sont répartis les grains d'amidon mobile.

§ 3. LOCALISATION DE L'AMIDON MOBILE. — Les grains d'amidon mobile, dans les tiges, sont localisés tout particulière-

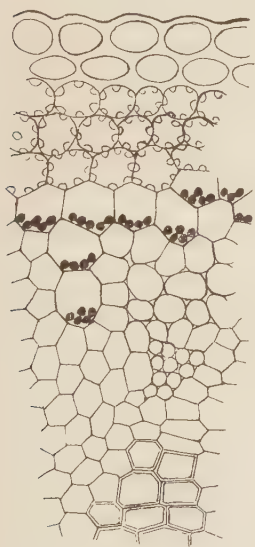


Fig. 3. — *Linum perenne*. Coupe transversale d'un fragment de tige couchée horizontalement : les statolithes s'appuient sur les parois inférieures des cellules endodermiques (d'après Haberlandt).

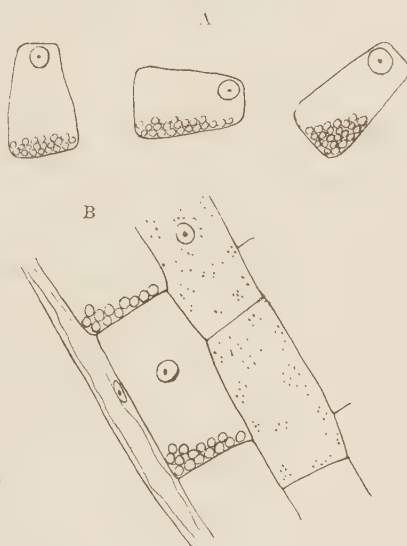


Fig. 4. — A. *Pisum sativum*. Cellule de la région profonde de la coiffe : quelle que soit l'orientation de la cellule, l'amidon mobile tombe vers la partie inférieure (d'après Nemec). — B. *Arabis virginica*. Coupe longitudinale d'un fragment de tige, montrant deux cellules endodermiques avec leurs statolithes (d'après Haberlandt).

ment dans les cellules endodermiques (fig. 3 ; fig. 4, B). Dans les racines, ils sont groupés vers l'extrémité inférieure, dans les parties les plus profondes et les plus jeunes de la coiffe (fig. 4, A ; fig. 5, A, B ; fig. 6, A). Les germinations des Graminées en possèdent de fort nets : chez les Panicées, ils existent dans toute la longueur de la feuille primordiale, tandis qu'ils font défaut dans l'axe hypocotylé (fig. 6, B) ; chez l'Avoine, ils sont abondants dans l'endoderme et surtout

au sommet de la feuille primordiale, avec un maximum au niveau du second millimètre. Dans les feuilles pétiolées, que j'étudierai plus spécialement, l'amidon mobile n'existe qu'au voisinage immédiat des faisceaux libériens du pétiole (fig. 7, B).

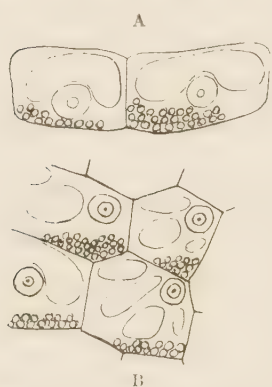


Fig. 5. — A. *Ficus jaba*. Statolithes dans des cellules profondes de la coiffe (d'après Nemec). — B. *Pisum sativum*. Statolithes dans des cellules profondes de la coiffe (d'après Nemec).

Haberlandt et Nemec ont, d'autre part, montré que, dans les branches et dans les racinelles, organes qui ne présentent qu'un géotropisme atténué, l'importance des grains d'amidon mobile est moins considérable que dans les tiges et les racines principales. Dans les ramifications d'ordre plus élevé, branches et racinelles qui ne possèdent qu'un géotropisme fort réduit ou même tout à fait nul, les grains d'amidon mobile sont peu nombreux.

Enfin, quand l'amidon mobile vient à disparaître, sous l'action du froid, par exemple, le géotropisme disparaît également pour ne reparaitre que lorsque les statolithes se sont reconstitués.

On voit qu'il est naturel d'établir un rapprochement entre la

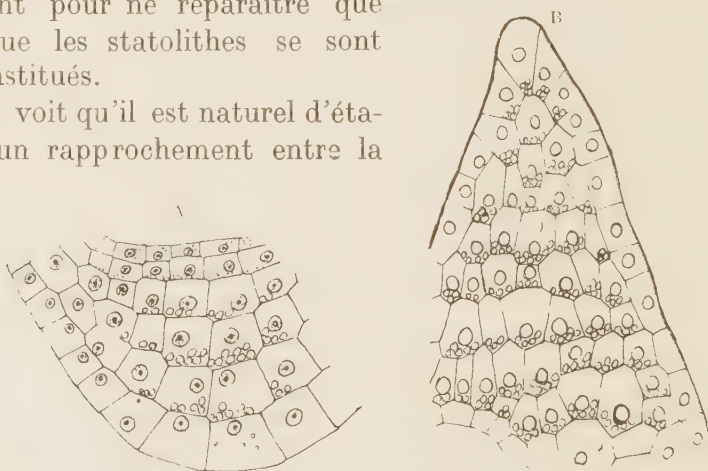


Fig. 6. — A. *Roripa amphibia*. Coupe longitudinale de la coiffe, montrant la répartition des statolithes (d'après Nemec). — B. *Panicum italicum*. Coupe longitudinale du cotylédon, montrant la répartition des statolithes (d'après Nemec).

présence d'amidon mobile dans les plantes et leurs propriétés géotropiques. Dans les racines et dans les germinations

de Graminées, organes qui possèdent une zone de perception géotropique bien délimitée, la répartition des statolithes coïncide même, et d'une manière précise, avec la répartition

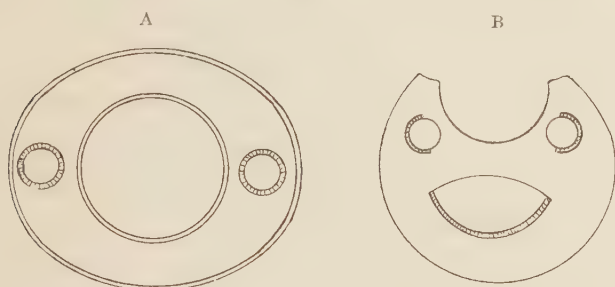


Fig. 7. — A. *Avena sativa*. Coupe transversale schématique de cotylédon. — B. *Convolvulus arvensis*. Coupe transversale schématique de pétiole (l'endoderme, riche en statolithes, a été figuré).

de la sensibilité géotropique. Il serait bien surprenant qu'il n'y ait pas, dans ce parallélisme, autre chose qu'une simple coïncidence.

§ 4. DURÉE DE CHUTE DE L'AMIDON MOBILE. — Afin de préciser l'importance de ce parallélisme, étudions maintenant la durée de la chute des grains d'amidon. Lorsqu'une germination d'Avoine, primitivement verticale, est couchée horizontalement, les grains d'amidon se déplacent à l'intérieur des cellules : ils tombent sur des parois cellulaires longitudinales ; mais ils n'y parviennent que lentement, à cause de la viscosité du contenu des cellules et à cause de la petitesse de leur taille. A la température de 15° à 18°, pour des Avoines développées à la lumière, j'ai observé que cette durée de chute est de 8 à 10 minutes.

Comparons ce temps de chute au temps minimum de présentation géotropique. A la même température, 15° à 18°, une feuille primordiale d'Avoine, placée horizontalement, commence à se relever au bout de 50 minutes environ, pour achever sa courbure en 5 ou 6 heures. Mais, si la réaction ne commence que 50 minutes après le début de l'expérience, le temps minimum de présentation est à la vérité bien moindre ; voici comment on peut le connaître facilement, sans avoir de

clinostat à sa disposition. De jeunes germinations d'Avoine sont placées horizontalement, les unes pendant 10 minutes, les autres pendant 15 minutes, d'autres encore pendant 20 minutes, etc. Puis elles sont remises dans la position verticale. Les feuilles primordiales qui ont été couchées pendant moins de 15 minutes n'effectuent aucune courbure ; celles qui, au contraire, ont subi pendant 15 minutes, ou plus, l'action de la pesanteur, celles-là commencent toutes une ébauche de courbure. Le temps minimum de présentation est donc de 15 minutes environ.

Si nous comparons ce temps à la durée de chute des statolithes, nous voyons que les divers phénomènes suivants : chute de l'amidon, contact de cet amidon avec des parois cellulaires longitudinales, temps minimum de présentation, peuvent s'enchaîner logiquement : les 15 minutes de présentation pouvant se décomposer en 8 à 10 minutes pour la chute de l'amidon, et en 7 à 5 minutes pour l'excitation géotropique par contact des statolithes avec les parois longitudinales des cellules.

§ 5. NATURE DE L'EXCITATION GÉOTROPIQUE. — Mais, pour nous bien convaincre que l'amidon mobile joue un rôle fondamental dans l'excitation géotropique, il serait intéressant de connaître le mécanisme de cette excitation.

Or, si on considère un organe végétal dans sa position normale, une feuille primordiale d'Avoine, par exemple, dirigée verticalement, les statolithes s'y appuient sur des parois cellulaires inférieures : on n'observe alors, comme on sait, aucune réaction spéciale ; il n'y a pas d'excitation apparente ; les faces inférieures des cellules à amidon mobile sont, par suite, considérées comme insensibles à l'action de la pesanteur.

Dans le même organe couché horizontalement, l'amidon mobile s'appuie sur des parois cellulaires longitudinales et internes, pour sa portion supérieure ; sur des parois longitudinales et externes, pour sa portion inférieure, et sur des parois longitudinales et radiales, pour ses portions latérales.

Lorsque la feuille primordiale, ainsi couchée, se relève par une courbure concave vers le haut, la portion inférieure en devient nécessairement plus longue que la portion supérieure : l'observation montre effectivement que la croissance est alors plus active pour la face inférieure, qui devient convexe, que pour la face supérieure, qui devient concave. Cette accélération de la croissance, pour la face inférieure, est-elle la cause de la courbure géotropique ? Cette accélération est-elle, elle-même, déterminée par une excitation due aux grains d'amidon mobile ? Or, dans la portion inférieure de l'organe, les statolithes s'appuient sur des parois cellulaires longitudinales et externes : ces parois sont-elles sensibles, et à l'exclusion des autres parois, au contact de l'amidon ?

Cependant, si l'on sectionne longitudinalement une feuille primordiale d'Avoine, pendant sa réaction géotropique, en deux moitiés égales, l'une inférieure, l'autre supérieure, ces deux moitiés s'écartent l'une de l'autre, la première se courbant vers le bas, la seconde se courbant vers le haut. Or, quand les deux moitiés sont normalement en contact, avant d'être séparées l'une de l'autre par la section longitudinale, l'ensemble a tendance à se relever, puisqu'il effectue sa courbure géotropique vers le haut ; l'ensemble a donc tendance à se déformer dans le même sens que la moitié supérieure. On peut alors se demander si la courbure de l'organe ne résulte pas précisément d'une activité plus considérable de la moitié supérieure, celle-ci entraînant, dans son mouvement vers le haut, la moitié inférieure. S'il en était ainsi et si le phénomène était sous la dépendance de l'amidon mobile, les parois cellulaires longitudinales internes des cellules à statolithes seraient particulièrement sensibles, puisque, dans la portion supérieure de l'organe horizontal, l'amidon mobile est en contact avec ces parois.

En résumé, les parois inférieures des cellules à amidon mobile peuvent être considérées comme insensibles au contact de l'amidon. La sensibilité est peut-être localisée sur les parois longitudinales ou bien externes ou bien internes.

Cependant, si on examine attentivement, au microscope,

une cellule à amidon mobile de germination d'Avoine, on n'observe aucune particularité qui permette d'attribuer des propriétés spéciales à l'une quelconque de ses six faces. Rien, à cet examen, ne permet de penser que les six faces de la cellule ne se comportent pas absolument de la même manière par rapport à l'amidon. Si l'on étudie, de même, des cellules à amidon mobile, aussi bien de tiges que de racines et que de pétioles, la même conclusion s'impose : l'excitation géotropique ne correspond-elle pas à autre chose qu'à une *simple irritabilité* par contact de l'amidon avec l'une ou l'autre des parois longitudinales ?

Certains physiologistes, comme Small (1920), ont bien songé à interpréter ce contact comme la cause de phénomènes électriques. Étant donnée une cloison horizontale séparant une cellule à amidon mobile, située au-dessus, d'une autre cellule placée au-dessous, cette cloison n'est en contact avec l'amidon que par sa face supérieure. De la dissymétrie dans la répartition de l'amidon, de part et d'autre de cette cloison, ne résulte-t-il pas une différence de potentiel ? Si une telle différence de potentiel existe, ne détermine-t-elle pas soit un courant électrique, soit un effet électrolytique susceptible de modifier la biologie normale de l'organe ? Des considérations de cet ordre seraient tout à fait fondamentales, si les phénomènes électriques étaient bien contrôlés. Mais il y aurait encore à montrer que ces phénomènes sont bien la cause de la réaction géotropique et n'en sont pas, au contraire, la conséquence. Enfin, il resterait à établir comment, des modifications de l'état électrique, peut résulter la réaction géotropique. Tout cet enchaînement logique de faits, depuis le déplacement d'un organe jusqu'à la réaction géotropique, n'a nullement été démontré en tenant compte de phénomènes électriques.

Finalement, il ne subsiste aucune raison décisive de considérer que la sensibilité géotropique résulte d'une irritabilité de l'une des parois cellulaires, irritabilité dont la nature nous serait d'ailleurs totalement inconnue.

Étudiant, au contraire, certains effets chimiques, puis physiques et enfin mécaniques, de la localisation particulière

de l'amidon mobile dans les divers organes végétaux, nous allons mettre en évidence une série de phénomènes dont nous pourrons suivre l'enchaînement nécessaire, depuis le déplacement de l'un quelconque de ces organes jusqu'à la réalisation de sa réaction géotropique.

Section II.

Mécanisme de l'excitation géotropique.

§ 1. AMIDON MOBILE, SUCRES RÉDUCTEURS ET AMYLASE. — Nous avons rappelé, dans les pages précédentes, que les grains d'amidon mobile sont spécialement localisés dans les régions douées de sensibilité géotropique. Mais ces mêmes régions renferment encore d'autres substances en quantité notable. Czapek (1898) et Kraus (1879) ont attiré l'attention sur les substances réductrices qu'on y trouve en abondance. Grüss (1894, 1895), étudiant la répartition de l'amylase dans les plantes, a signalé son abondance dans les points végétatifs et dans le voisinage des grains d'amidon.

J'ai alors été amené à rechercher les sucres réducteurs ainsi que l'amylase dans les organes particulièrement sensibles à l'action de la pesanteur.

Dans les feuilles primordiales d'Avoine, les sucres réducteurs sont faciles à mettre en évidence : il suffit d'examiner une telle feuille, écrasée légèrement entre deux lames de verre, et baignée dans la liqueur de Fehling. En chauffant progressivement la préparation, on voit apparaître la coloration rouge-brique, au sommet, sur une longueur qui ne dépasse pas quelques millimètres ; la coloration, encore nette, mais beaucoup moins intense, s'observe également le long des deux faisceaux libéro-ligneux, dans l'endoderme. Or, le sommet des feuilles primordiales est précisément riche en amidon mobile ; l'endoderme des deux faisceaux renferme également des statolithes, mais en moins grande quantité : la répartition des sucres réducteurs rappelle donc la répartition des cellules à amidon mobile.

Quant à l'amylase, on la peut aisément caractériser par son réactif habituel, teinture de Gayac en présence d'eau oxygénée : le bleuissement apparaît encore dans les mêmes régions que l'amidon mobile.

Dans les tiges, la sensibilité géotropique ne présente pas une localisation aussi précise que dans les germinations d'Avoine. L'amidon mobile n'est pas spécialement groupé au sommet de l'organe ; il existe dans l'endoderme, sur toute la longueur de l'organe. De même, les sucres et l'amylase ne peuvent pas être mis en évidence uniquement au sommet de la tige.

Dans les racines (Avoine, Pois chiche, Fève), au contraire, la sensibilité géotropique et l'amidon mobile présentent une localisation particulièrement bien délimitée. Les sucres réducteurs s'y montrent abondants dans la région subterminale, au voisinage des cellules à statolithes, mais plutôt dans le parenchyme cortical que dans le parenchyme médullaire. Dans la même région subterminale, le réactif de l'amylase donne nettement sa coloration bleue, aussi bien, il est vrai, dans le parenchyme médullaire que dans le parenchyme cortical.

En résumé, quand des cellules renferment des grains d'amidon mobile, il existe également dans ces cellules et dans leur voisinage immédiat de l'amylase et des sucres réducteurs.

Expérience I. — Il était dès lors intéressant de réaliser un appareil présentant les caractères essentiels d'une cellule à amidon mobile (présence simultanée d'eau, d'amidon, de diastase, de sucre ; paroi héli-perméable) ; puis d'en étudier les propriétés.

A cet effet, j'ai d'abord cherché comment se répartit, suivant la verticale, la richesse en sucre dans le mélange suivant : eau, amidon, diastase, sucre, ce mélange étant contenu dans un vase quelconque, ne présentant pas de paroi héli-perméable. J'obtiens facilement ce mélange en traitant, par l'eau, du malt finement broyé, puis en filtrant grossièrement le tout à travers une toile métallique : les débris des cellules sont arrêtés ; l'amidon traverse la toile métallique et tombe

au fond du vase ; l'amyrase et les sucres se retrouvent en dissolution dans le liquide.

L'amyrase, par son action sur l'amidon, détermine un accroissement progressif de la richesse en sucres, lesquels apparaissent, par conséquent, au voisinage des grains d'amidon, puis diffusent lentement dans tout le liquide. On doit alors observer, pendant l'action hydrolysante de la diastase, une richesse en sucres plus considérable au fond du vase, là où se trouve l'amidon, que dans les régions supérieures : c'est ce que j'ai vérifié.

Opérant dans une éprouvette à pied, à la température de 18°, j'ai laissé le liquide immobile pendant trois heures. Puis, à l'aide d'une pipette, j'ai puisé quelques centimètres cubes en A, vers le sommet du vase ; puis en B, 15 centimètres plus bas ; enfin en C, encore 15 centimètres plus bas, vers le fond. J'ai recherché alors l'action de ces trois liquides A, B, C, sur un même volume, 2 centimètres cubes, de liqueur de Fehling ferrocyanurée : j'ai obtenu la décoloration du réactif avec 26 centimètres cubes de liquide A, 20 centimètres cubes de liquide B et 5 centimètres cubes de liquide C. La richesse en sucre aux différents minéraux A, B, C, était donc approximativement, comme les nombres : $\frac{1}{5}$, $\frac{1}{4}$, 1.

Il résulte de ce qui précède que, dans un appareil renfermant de l'eau, de l'amidon, des sucres, de l'amyrase, il s'établit une inégale répartition de la substance sucrée, avec un maximum dans le voisinage immédiat de l'amidon, par conséquent dans le voisinage du fond.

Expérience II. — Ce premier point étant établi, voici le dispositif que j'ai utilisé pour avoir, comme dans les cellules à amidon mobile : amidon, amyrase, sucres et membrane hémiperméable.

Un osmomètre, soit de Pfeffer, soit simplement de Dutrochet, est installé dans un récipient, de telle sorte que la membrane se trouve assez éloignée du fond de ce dernier. Dans le récipient, je verse le même liquide que dans l'osmomètre : eau, amidon, diastase, sucres ; les surfaces libres,

dans le récipient et dans l'osmomètre, sont établies dans un même plan horizontal, correction faite de la capillarité. Au bout d'un certain temps, le niveau du liquide s'élève dans l'osmomètre, atteint un maximum, puis revient progressivement à sa valeur initiale.

Voici, exprimées en millimètres, les valeurs de la dénivellation, mesurée chaque jour, pendant une semaine, pour un osmomètre de Dutrochet placé à 9^{mm},5 du fond, dans un récipient de 15 centimètres de hauteur :

Jours :	1	2	3	4	5	6	7
Dénivellations :	8	10	12	12	4	0	0

Ces résultats se comprennent facilement si l'on se rappelle l'expérience préliminaire. Dans l'osmomètre, l'amidon tombe et se rassemble au-dessus de la membrane ; dans le récipient, l'amidon tombe également et se rassemble au fond : par conséquent, il y a de l'amidon au-dessus de la membrane, et il n'y en a pas immédiatement au-dessous. Dès lors, du sucre prend naissance dans l'osmomètre, au-dessus de la membrane ; il en apparaît également dans le récipient ; mais ce sucre apparaît loin de la membrane, puisqu'il se forme aux dépens de l'amidon et, par suite, au voisinage du fond ; ce n'est que plus tard, après une diffusion pratiquement très lente, qu'il peut parvenir jusqu'à l'osmomètre.

Dès que la digestion de l'amidon a commencé, la membrane ne sépare plus deux liquides identiques : la richesse en sucre, plus considérable au-dessus qu'au-dessous, détermine un appel osmotique d'eau vers le côté le plus riche en sucre, c'est-à-dire vers le haut.

Des expériences précédentes, je puis donc tirer les conclusions suivantes :

La concentration en sucre, au voisinage de grains d'amidon en voie d'hydrolyse, se maintient pendant un temps notable.

Lorsque des grains d'amidon s'appuient sur une membrane héli-perméable, des phénomènes d'osmose prennent naissance : la pression osmotique augmente au-dessus de la membrane, déterminant un appel d'eau vers la face de la membrane qui

est en contact avec l'amidon, c'est-à-dire vers le haut.

§ 2. CELLULES A AMIDON MOBILE ET OSMOSE. — Or les cellules à amidon mobile, avec leur amidon en présence d'amyrase, avec leurs sucres réducteurs, avec leurs parois protoplasmiques, membranes hémi-perméables, se comportent évidemment comme l'osmomètre dans l'expérience que nous venons de décrire.

D'autre part, comme nous l'avons déjà signalé, un examen attentif d'une cellule à amidon mobile ne permet pas d'attribuer de propriétés spéciales à l'une ou l'autre de ses six faces. Quelle que soit donc l'orientation d'une telle cellule, sa face, alors inférieure, sur laquelle s'appuient les grains d'amidon, se comporte comme la membrane hémi-perméable dans l'expérience précédente : un appel d'eau, vers le haut, se produit à travers cette membrane.

Mais si la cellule considérée était primitivement en équilibre osmotique avec les cellules placées immédiatement au-dessus, cet équilibre est bientôt rompu : de l'appel d'eau, résulte, pour la cellule à amidon mobile, une surpression par rapport aux cellules supérieures ; l'équilibre se rétablit alors par une perte d'eau, pour la cellule considérée, au profit des cellules supérieures.

Les cellules à amidon mobile se comportent finalement comme des pompes élémentaires : elles puisent l'eau dans les tissus sous-jacents et la transmettent aux tissus placés immédiatement au-dessus.

Dans les tiges normales, c'est-à-dire verticales, les cellules à amidon mobile doivent sans doute jouer un rôle fondamental, parmi les causes diverses qui interviennent dans l'ascension de l'eau : nous trouvons ainsi une confirmation de l'importance de l'activité cellulaire, mise en évidence par Leclerc du Sablon, dans la circulation de l'eau dans la plante.

Dans tout organe orienté dans sa position naturelle, il s'établit, en somme, un certain régime d'échanges d'eau entre les cellules à amidon mobile et les cellules voisines. Lorsque l'organe est déplacé de sa position normale, lorsqu'une tige ou une racine est, par exemple, couchée horizontalement,

les grains d'amidon mobile tombent sur des parois cellulaires longitudinales. Ces parois, qui supportent alors l'amidon, fonctionnent comme les membranes h mi-perm cables des osmom tres, c'est- dire qu'elles deviennent le si ge d'un courant d'eau dirig  vers le haut. Ainsi le r gime primitif des  changes d'eau entre les cellules   amidon mobile et les cellules voisines se trouve modifi . Dans ces conditions, la richesse en eau des divers tissus de m me que leur turgescence varient, ainsi que nous allons le montrer avec pr cision.

§ 3. EXCITATION G OTROPIQUE DES TIGES. — Maintenant que nous savons comment agit une cellule   amidon mobile sur les cellules voisines, voyons comment se comporte l'ensemble des cellules   amidon mobile, par rapport   la r partition g n rale de l'eau, dans un organe d plac  de sa position normale. Nous  tudierons ce probl me successivement pour les principaux types d'organes v g taux, et d'abord pour la tige.

Dans une tige couch e horizontalement, l'amidon mobile tombe, dans chaque cellule de l'endoderme, sur la paroi inf rieure. Comme nous l'avons vu plus haut, en nous demandant, mais sans pouvoir alors r pondre   la question, quelle  tait la paroi sp cialement sensible au contact de l'amidon, on peut diviser longitudinalement, par la pens e, une tige horizontale en quatre portions : une portion sup rieure dans laquelle l'amidon mobile s'appuie sur les parois morphologiquement internes des cellules endodermiques ; une portion inf rieure dans laquelle l'amidon est en contact avec des parois externes ; et deux portions lat rales dans lesquelles il touche des parois radiales.

Dans la portion sup rieure, l'amidon mobile s'appuie donc sur les parois cellulaires qui bordent le cylindre central. Chaque cellule endodermique d termine, comme toute cellule   amidon mobile, un appel d'eau, orient  du bas vers le haut : de l'eau est ainsi puis e dans la partie sup rieure du cylindre central,   proximit  des faisceaux lib ro-ligneux ; or ces derniers constituent un r servoir consid rable d'eau pouvant suffire largement   l'appel osmotique de l'endoderme. L'eau,

ainsi absorbée par l'endoderme, est bientôt refoulée plus haut, dans le tissu cortical, puisque les cellules à amidon mobile fonctionnent comme des pompes qui transportent aux cellules supérieures l'eau puisée aux cellules inférieures. La richesse en eau croît donc dans le tissu cortical. La turgescence, fonction de cette richesse en eau, croît également. Quant à la pression osmotique, au contraire, elle diminue ; en effet, puisque la proportion d'eau augmente, la concentration du suc cellulaire diminue et, par suite, aussi, la pression osmotique.

Dans la portion inférieure de la même tige horizontale, un appel d'eau se produit encore de bas en haut, au niveau de l'endoderme, déterminé toujours par les cellules à amidon mobile. Mais cet appel est orienté, ici, du tissu cortical vers le cylindre central, c'est-à-dire dans le sens inverse du cheminement normal de l'eau dans la plante. Le passage de l'eau du bas vers le haut est par suite fort difficile : dès, en effet, que le tissu cortical a abandonné un peu d'eau à l'endoderme, il présente une concentration plus forte de son suc cellulaire ; sa pression osmotique s'élève ; et, comme il ne peut pas, pratiquement, puiser de l'eau au-dessous de lui, sa pression osmotique devient bientôt suffisante pour s'opposer à toute nouvelle sortie d'eau. Dans la portion inférieure d'une tige horizontale, nous devons donc observer, pour le tissu cortical, une légère perte d'eau, un accroissement de la pression osmotique et, malgré ce dernier phénomène, une diminution de la turgescence, corrélative de la perte d'eau.

Enfin, dans les deux portions latérales, chaque cellule à amidon mobile est bordée, en dessus et en dessous, par des cellules également à amidon mobile. Un transport d'eau se produit donc de cellule à cellule, vers le haut ; l'eau, en définitive, est puisée dans le tissu inférieur et, par suite, dans le tissu cortical de la portion inférieure, puis est transportée jusqu'au tissu cortical de la portion supérieure.

En résumé, dans une tige couchée horizontalement :

1^o *Il y a accroissement de la richesse en eau, dans le tissu cortical de la portion supérieure et, au contraire, légère diminution dans celui de la portion inférieure ;*

2° *La pression osmotique devient plus considérable dans l'écorce inférieure que dans l'écorce supérieure;*

3° *La turgescence devient plus forte dans l'écorce supérieure que dans l'écorce inférieure.*

§ 4. EXCITATION GÉOTROPIQUE DES FEUILLES PRIMORDIALES D'AVOINE; PROPAGATION DE L'EXCITATION. — Dans les tiges, tout l'endoderme renferme, ordinairement, de l'amidon mobile : la sensibilité géotropique n'est pas spécialement localisée en une région particulière.

Dans les feuilles primordiales de Graminées, il n'en est pas de même. Dans une germination d'Avoine, par exemple, l'amidon mobile est plus abondant vers le sommet, région particulièrement sensible à l'excitation géotropique. Il est beaucoup moins abondant dans les régions capables de se courber et capables de réagir à l'excitation tropistique : il y est en effet réduit à quelques grains, dans l'endoderme de chaque faisceau libéro-ligneux.

Après avoir établi comment la pesanteur agit sur la région sensible, il nous faudra donc rechercher comment l'excitation peut se propager depuis la zone de perception jusqu'à la zone de réaction.

Pour comprendre le mécanisme de l'excitation géotropique, étudions, comme nous l'avons fait pour la tige, comment se comporte l'amidon mobile dans l'organe couché horizontalement. Cet amidon est ici localisé principalement au sommet de l'organe, sur une longueur de quelques millimètres, dans tout le parenchyme, c'est-à-dire entre les deux épidermes, l'un interne, l'autre externe. (La feuille primordiale constitue un capuchon qui entoure et cache complètement les premières feuilles jeunes.) Considérons donc l'extrémité d'une feuille primordiale d'Avoine couchée horizontalement : nous pouvons la supposer divisée en quatre portions, l'une supérieure, l'autre inférieure et deux autres latérales.

Dans chacune d'elles, l'amidon mobile détermine un transport d'eau vers le haut, de cellule à cellule. Pour la portion supérieure, ce déplacement d'eau ne rencontre aucun obstacle : l'afflux de sève suffit amplement pour fournir l'eau néces-

saire aux cellules à amidon mobile ; d'autre part, l'eau qui serait bientôt en excès dans les cellules supérieures, au voisinage de l'épiderme externe, s'échappe facilement au dehors par les stomates, fort nombreux en cet endroit.

Dans la portion inférieure, le transport osmotique d'eau vers le haut est bientôt interrompu : il en est ici comme dans la portion inférieure d'une tige placée horizontalement. Dès que les cellules à amidon mobile ont abandonné une partie de leur eau aux cellules voisines, placées immédiatement au-dessus, elles présentent une concentration de leurs substances dissoutes qui s'oppose à toute nouvelle sortie d'eau ; il leur est d'ailleurs impossible de récupérer l'eau qu'elles ont fournie aux cellules supérieures, puisque, en dessous des cellules à amidon, il n'y a que l'épiderme externe : or, s'il est, lui, capable de laisser sortir de l'eau, par les stomates, il est incapable, normalement, d'en procurer à la plante.

Dans les deux portions latérales, le transport d'eau vers le haut a pour effet de déshydrater la portion inférieure au profit de la portion supérieure.

Il y a donc, à l'extrémité d'une feuille primordiale d'Avoine soumise à l'action de la pesanteur, comme dans une portion quelconque de tige couchée horizontalement :

1^o *Accroissement de la richesse en eau dans le parenchyme de la portion supérieure ;*

2^o *Accroissement de la pression osmotique dans la portion inférieure ;*

3^o *Accroissement de la turgescence dans la portion supérieure.*

Ces modifications de la répartition de l'eau, de la pression osmotique et de la turgescence correspondent donc à la perception de l'excitation géotropique. Il nous faut maintenant rechercher comment l'excitation ainsi perçue se propage à partir du sommet jusque vers la base de l'organe.

Mais d'abord, préoccupons-nous du trajet suivi par la propagation de l'excitation. On sait, par les expériences de Czapek (1898) sur les plantules d'Avoine, que cette propagation n'est

pas empêchée si l'on sectionne, avec un fin scalpel, les deux faisceaux libéro-ligneux : la capacité de conduction n'est donc pas limitée, du moins d'une façon totale, à ces derniers. C'est, par suite, le parenchyme général qui joue un rôle fondamental dans la transmission de l'excitation.

Abordons maintenant le mécanisme de cette propagation. Devons-nous, avec Strashburger (1901), Kienitz-Gerloff (1902), attribuer, dans ce phénomène, de l'importance aux communications protoplasmiques qui existent entre les cellules ? Ce serait établir un rapprochement intéressant entre la sensibilité des animaux et celle des végétaux ; mais, à la vérité, ce ne serait pas fournir une explication. Nemec (1901) a encore observé, dans la région capable de transmettre l'excitation, chez certains végétaux, des fibrilles protoplasmiques qui s'étendent de cellule à cellule ; mais il s'agit probablement de simples lames protoplasmiques semblables à celles qu'on peut trouver dans bien d'autres cellules. D'ailleurs, des sections transversales incomplètes, faites à des niveaux différents, n'arrêtent pas, mais ralentissent seulement la propagation de l'excitation : cela montre bien que les communications et les fibrilles protoplasmiques ne sont pas réparties suivant une ligne continue qui s'étendrait sur toute la longueur de l'organe et qui en constituerait comme une ébauche de système nerveux.

Le problème demeure donc entièrement : recherchons-en la solution en introduisant, comme donnée nouvelle, l'inégale répartition de l'eau et de la pression osmotique, au sommet de la feuille primordiale, dans la région sensible à l'excitation géotropique.

A ce niveau, le parenchyme de la portion supérieure, ou quart supérieur de l'organe, renferme plus d'eau, présente une turgescence plus forte et une pression osmotique plus faible que la portion ou quart inférieur. Quant aux deux quarts latéraux qui relient les deux précédents, ils présentent une richesse en eau, une turgescence et une pression osmotique dont les valeurs sont évidemment : vers le bas, voisines de celles du quart inférieur ; vers le haut, voisines de celles du quart supérieur ; et vers le milieu, moyennes entre celles des quarts

supérieur et inférieur. Nous pourrions dès lors, pour simplifier, et c'est ainsi que nous ferons dorénavant, diviser tout organe placé horizontalement, feuille primordiale ou tige, en ses deux moitiés, l'une supérieure et l'autre inférieure, au lieu de le diviser en quatre portions comme nous l'avons fait jusqu'ici.

Au sommet d'une germination d'Avoine placée horizontalement, le parenchyme est donc plus riche en eau dans la moitié supérieure que dans la moitié inférieure. Mais cet accroissement de la richesse en eau, dans la moitié supérieure, provenant du rôle actif de l'amidon mobile, ne se produit naturellement qu'au niveau A des cellules à statolithes et n'intéresse pas le parenchyme A' situé à quelques millimètres du sommet, parenchyme qui est dépourvu d'amidon mobile. Or, quand la feuille primordiale était dans sa position normale, verticale, un certain régime d'échanges osmotiques entre les cellules A à amidon et les cellules voisines A', dépourvues d'amidon, réalisait, entre toutes ces cellules, ce que nous pouvons appeler un équilibre dynamique. Mais, quand l'organe est couché horizontalement, cet équilibre est bientôt rompu, et de nouveaux échanges se produisent entre les deux groupes de cellules considérées. Comme les cellules A absorbent de l'eau et diluent leur suc cellulaire, leur pression osmotique diminue, tandis que celle des cellules A' conserve encore sa valeur primitive ; dès lors, les cellules A' vont à leur tour accroître leur richesse en eau et leur turgescence aux dépens des cellules A. Mais ces dernières récupèrent facilement l'eau qu'elles fournissent aux cellules A' : en effet, les faisceaux libéro-ligneux qui se terminent au niveau des cellules à statolithes apportent plus d'eau que n'en nécessite le phénomène précédent, puisqu'une émission constante d'eau s'observe toujours à l'extrémité de la feuille primordiale. Les cellules A et A' réalisent donc un nouvel équilibre osmotique dans lequel leur richesse en eau et leur turgescence sont plus considérables pour l'organe horizontal que pour l'organe vertical, leur pression osmotique étant au contraire plus faible.

En même temps que ces phénomènes se produisent dans

la moitié supérieure, des phénomènes de même nature se produisent dans la moitié inférieure. Là, les cellules B à amidon mobile se mettent également en équilibre osmotique avec les cellules voisines B', dépourvues d'amidon. Les cellules B dont la pression osmotique s'élève réagissent sur les cellules B', qu'elles tendent à déshydrater ; la richesse en eau diminue donc dans les cellules B', ainsi que leur turgescence, tandis que leur pression osmotique s'élève. Mais l'eau fournie par les cellules B' aux cellules B ne peut pas modifier notablement l'état de ces dernières, puisque, en cette région, l'amidon mobile détermine une ascension constante de l'eau vers les cellules A de la moitié supérieure. Les cellules B et B' se mettent donc en équilibre et présentent alors une richesse en eau plus faible, une turgescence moindre et une pression osmotique plus forte, dans l'organe horizontal que dans l'organe vertical. Par suite, les différences que nous avons mises en évidence, au sommet d'une feuille primordiale d'Avoine, entre les deux moitiés supérieure et inférieure, là où existe l'amidon mobile, en A et B, se propagent donc et atteignent les régions voisines A' et B', malgré leur absence de statolithes.

Mais, de même que les cellules A et B réagissent respectivement sur les cellules A' et B', celles-ci, à leur tour, réagissent sur les cellules suivantes A'' et B'' : ainsi, de proche en proche, la répartition de l'eau, de la turgescence et de la pression osmotique se modifie dans tout la parenchyme de l'organe.

Les variations qui apparaissent au sommet d'une feuille primordiale placée horizontalement se propagent, en résumé, à partir de la zone de perception, jusque vers la base de l'organe. Toutes les portions subissent ainsi progressivement les effets de l'excitation géotropique ; et, finalement, une germination d'Avoine couchée horizontalement se trouve dans le même état qu'une tige soumise, dans les mêmes conditions, à l'action de la pesanteur.

§ 5. EXCITATION GÉOTROPIQUE DES RACINES ; PROPAGATION DE L'EXCITATION. — Dans une racine principale couchée hori-

zontalement et soumise à l'excitation géotropique, chaque cellule à amidon mobile doit se comporter exactement comme dans la tige ou dans une feuille primordiale de Graminée. A l'extrémité de l'organe, dans les parties profondes de la coiffe, au voisinage immédiat de parenchyme cortical jeune, là où l'amidon mobile est localisé, les mêmes effets doivent se produire qu'au sommet d'une germination d'Avoine : déshydratation de la moitié inférieure, au profit de la moitié supérieure, et variations corrélatives de la pression osmotique, ainsi que de la turgescence.

L'équilibre osmotique qui existait primitivement entre les cellules à amidon mobile et les cellules voisines, dépourvues d'amidon, se trouve dès lors rompu : des échanges en résultent entre ces deux groupes de cellules. Par un phénomène tout à fait analogue à celui que nous avons décrit dans les feuilles primordiales de Graminées, les modifications dans le régime de l'eau, modifications apparues uniquement d'abord au niveau de l'amidon mobile, se propagent donc de proche en proche et intéressent alors toute la zone d'allongement de la racine.

Ainsi, depuis l'extrémité de la racine, où est localisée la sensibilité géotropique, jusqu'à la zone de croissance, qui est aussi la zone de réaction géotropique, la richesse en eau ainsi que la turgescence sont plus considérables, la pression osmotique, moins forte, dans la moitié supérieure que dans la moitié inférieure.

§ 6. EXCITATION GÉOTROPIQUE DES FEUILLES PÉTIOLÉES. — Abordons maintenant l'étude de l'excitation géotropique des feuilles pétiolées. (Dans les feuilles sessiles, la nervure principale se comporte de la même façon que le pétiole des feuilles précédentes.) A cause de leur symétrie différente de celle des tiges et des racines, symétrie qui est ici bilatérale au lieu d'être radiaire, plusieurs cas seront à examiner. Les feuilles primordiales de Graminées présentent cependant une symétrie à la fois bilatérale et radiaire ; en forme de capuchon, elles n'ont pas, comme les feuilles ordinaires, des faces supérieure et inférieure anatomiquement et physiologiquement

distinctes ; elles présentent un axe de symétrie et se comportent, en somme, comme des tiges dont le système vasculaire serait réduit à deux faisceaux libéro-ligneux ; c'est pour quoi nous avons pu étudier ces feuilles particulières dans un paragraphe spécial, immédiatement après avoir étudié les tiges.

Une feuille ordinaire, qui se développe normalement, étale son limbe dans un plan horizontal. On peut modifier cette orientation de bien des façons différentes, parmi lesquelles je ne considérerai que deux cas ; le choix de ces deux cas n'étant d'ailleurs pas fait arbitrairement, mais étant déterminé par les formes typiquement différentes que présente, dans ces deux cas, la réaction géotropique.

On peut d'abord déplacer la plante qui porte la feuille à étudier, de telle sorte que le limbe soit dans un plan vertical, la pointe étant dirigée vers le haut. Si la tige est alors immobilisée, la feuille ramène son limbe vers la position horizontale par une courbure du pétiole, celui-ci devenant concave vers le bas (fig. 8).

On peut encore, et c'est le cas sur lequel j'insisterai le plus, placer le limbe dans un plan vertical, la pointe en étant dirigée sur le côté, le plan de symétrie étant alors horizontal. Le limbe est ramené vers sa position normale par une courbure, mais aussi et surtout par une torsion du pétiole sur lui-même (fig. 9).

L'amidon mobile joue-t-il encore un rôle dans l'excitation géotropique de ces feuilles ?

Dans le premier cas considéré, qui correspond, d'ailleurs, à la disposition des feuilles jeunes, dans le bourgeon terminal, la pétiole est vertical ; l'amidon mobile, abondant dans l'endoderme, au niveau des faisceaux libériens, s'appuie sur des parois cellulaires transversales et inférieures. L'amidon mobile détermine, comme d'ordinaire, un transport d'eau vers le haut, par suite, dans le sens normal du cheminement de l'eau, transport qui est favorisé par la proximité du tissu vasculaire. Mais, si les cellules à statolithes accroissent ainsi leur richesse en eau et leur turgescence, tandis que leur pression osmotique diminue plutôt, les cellules corticales voi-

sines se mettent bientôt avec elles en équilibre osmotique : par suite, leur richesse en eau s'accroît ainsi que leur turgescence, et leur pression osmotique devient légèrement plus faible. Mais ces variations n'intéressent que le tissu cortical de la moitié morphologiquement inférieure du pétiole, puisque le tissu cortical opposé, morphologiquement supérieur, n'est pas en contact avec des cellules à amidon mobile.

Soit enfin une feuille orientée dans un plan vertical, la pointe étant dirigée vers le côté. Dans le pétiole, l'écorce



Fig. 8. — *Convolvulus arvensis*. La feuille, orientée primitivement dans un plan vertical, la pointe étant dirigée vers le haut, a effectué sa réaction géotropique par une courbure du pétiole.



Fig. 9. — *Convolvulus arvensis*. La feuille, disposée primitivement dans un plan vertical, la pointe étant dirigée latéralement, a ramené le limbe dans sa position normale par une courbure et par une torsion du pétiole.

de la face normalement supérieure n'est pas limitée, vers l'intérieur, par un endoderme à amidon mobile : elle ne présente rien de particulier. Dans le tissu cortical de la face opposée, normalement inférieure, il en est tout autrement : l'amidon mobile, bien caractérisé dans l'endoderme, détermine des modifications dans la répartition de l'eau. Pour faciliter les explications, considérons le plan de symétrie du pétiole, plan qui est ici horizontal. Il divise l'écorce de la face morphologiquement inférieure en deux parties égales, l'une placée au-dessus du plan, l'autre au-dessous. Dans la première, l'amidon mobile détermine un appel d'eau vers le haut, compatible avec le cheminement habituel de l'eau, absolument comme dans la moitié supérieure d'une tige couchée horizontalement : il en résulte un accroissement de la richesse en eau et de la turgescence, ainsi qu'une diminution de la pression osmotique. Dans la seconde partie, au-dessous du

plan de symétrie, l'appel d'eau vers le haut se produit également, mais le déplacement effectif de liquide est bientôt arrêté, comme dans la moitié inférieure d'une tige horizontale : nous devons observer une diminution de la richesse en eau et de la turgescence, et au contraire une augmentation de la pression osmotique.

Dans les feuilles déplacées de leur position normale, se produisent donc des modifications de même nature que celles qui apparaissent dans les tiges, dans les germinations de Graminées et dans les racines.

§ 7. EXCITATION GÉOTROPIQUE DES TIGES, DES RACINES ET DES FEUILLES. CONCLUSIONS.— Il résulte de l'étude que nous avons faite de l'excitation géotropique dans les divers organes végétaux que :

Dans tout organe végétal, tige, racine et feuille, soumis à l'excitation géotropique, l'amidon mobile détermine des modifications dans la répartition de l'eau, de la turgescence et de la pression osmotique.

D'une manière générale, en laissant de côté, dans ce bref résumé, les feuilles dont la pointe est dirigée vers le haut, et en schématisant pour les autres feuilles :

La richesse en eau ainsi que la turgescence augmentent dans le tissu cortical de la moitié supérieure et diminuent dans la moitié inférieure.

La pression osmotique, au contraire, diminue dans la moitié supérieure et augmente dans la moitié inférieure.

Mais, avant de considérer ces diverses conclusions comme définitivement acquises, il nous faut les soumettre au contrôle de la vérification expérimentale. C'est ce qui fait l'objet de la section suivante de ce premier chapitre.

Section III.

Excitation géotropique ; étude expérimentale de la répartition de l'eau, de la pression osmotique et de la turgescence.

§ 1. RÉPARTITION DE L'EAU DANS LES ORGANES SOUMIS A L'EXCITATION GÉOTROPIQUE.

Étude expérimentale des tiges. — Nous avons établi, dans ce qui précède, que la répartition de l'eau se modifie dans une tige, quand cet organe, d'abord vertical, est placé horizontalement. Il semble que ce résultat soit facile à contrôler. Une tige étant soumise à l'excitation géotropique pendant une heure, par exemple, il suffit de la sectionner longitudinalement en deux moitiés, l'une supérieure, l'autre inférieure, puis de rechercher la quantité d'eau contenue dans chacune d'elles. Pour cela, on peut les peser, d'abord à l'état frais, puis après les avoir déshydratées. Mais une pesée précise ne peut se faire rapidement ; tandis qu'on effectue la première pesée d'une des moitiés, la déshydratation commence déjà et n'est nullement négligeable ; avant qu'on ait commencé la première pesée de la seconde moitié, son poids a déjà diminué notablement. Même en essayant de peser en même temps les deux moitiés sur deux balances, on ne peut obtenir de pesées précises pour l'état frais.

Dans ces conditions, voici comment j'ai trouvé préférable d'opérer. Une tige placée horizontalement depuis une heure, à l'obscurité, est sectionnée suivant un plan horizontal en deux portions aussi égales que possible, l'une supérieure, l'autre inférieure. Puis les deux moitiés sont placées immédiatement, l'une, sur le premier plateau, l'autre, sur le second plateau d'une balance sensible. En suivant les oscillations du fléau et en prenant le milieu entre deux positions extrêmes, consécutives de l'aiguille, on connaît rapidement la position d'équilibre. (Si cette position ne correspond pas sensiblement à l'équilibre primitif de la balance, laquelle est toujours à peu près juste, c'est que les deux portions de

la tige étaient inégales ; et l'expérience est à recommencer.) Pendant le temps, pratiquement très court, nécessaire à l'examen d'un petit nombre d'oscillations, la perte d'eau pour chaque moitié de la tige doit être négligeable ; au surplus, si elle n'était pas à peu près nulle, elle serait, du moins, du même ordre de grandeur dans les deux plateaux, et par suite ne modifierait pas la position d'équilibre.

Progressivement ensuite la déshydratation se produit ; le phénomène est d'ailleurs facilité par la présence de chlorure de calcium dans la cage de verre qui protège la balance. On peut dès lors observer et suivre les variations que présente la position d'équilibre. Si, après déshydratation, une moitié de la tige pèse moins que l'autre, c'est qu'elle a perdu plus d'eau et que, par conséquent, elle en renfermait primitivement davantage.

Opérant donc avec une Mercuriale (*Mercurialis annua*), j'ai comparé les richesses en eau des deux moitiés d'un entrenœud : la moitié supérieure renfermait nettement moins d'eau que la moitié inférieure ; or c'est exactement le contraire de ce que, semble-t-il, nous aurions dû constater.

Avec des tiges de Fèves (*Vicia Faba*), Phillips Thomas (1920) a trouvé de même une plus grande quantité d'eau dans la moitié inférieure que dans la moitié supérieure, la différence atteignant 2 à 2,5 p. 100.

Devons-nous, dans ces conditions, considérer comme inexactes toutes les considérations que nous avons exposées sur l'amidon mobile et sur son rôle probable? Avant de nous prononcer, examinons attentivement l'expérience précédente sur la Mercuriale. Cette expérience met en évidence l'inégale richesse en eau des deux moitiés de la tige, eau contenue non seulement dans l'écorce, mais aussi dans le cylindre central. Or, ce que l'amidon mobile détermine, c'est une inégale répartition de l'eau dans le tissu cortical seulement. En considérant, en plus de l'écorce, le cylindre central, on fait intervenir l'eau du tissu vasculaire et surtout celle de la moelle ; mais la moelle, avec ses grandes cellules à protoplasme riche en eau, introduit une grave cause d'erreur, comme nous allons le montrer.

On sait en effet que, dans les tiges, la moelle est normalement en tension positive ; autrement dit, elle a tendance à s'allonger. Dès que la courbure géotropique commence à se produire, quels qu'en soient, d'ailleurs, et la cause et le mécanisme, la moitié inférieure de la moelle devient un peu plus longue que la moitié supérieure ; les cellules de la moitié inférieure s'accroissent ainsi en longueur et par suite en volume : dès lors une partie de l'eau reflue de la moitié supérieure vers la moitié inférieure. Ainsi, apparaît dans la moelle une répartition de l'eau inverse de celle que nous avions prévue pour le tissu cortical ; ainsi s'explique le résultat obtenu avec une tige de *Mercuriale* horizontale, sectionnée en deux parties égales.

Pour confirmer l'interprétation que je viens de donner du rôle de la moelle, j'ai d'ailleurs cherché comment se répartit l'eau, dans une tige courbée mécaniquement, indépendamment de toute action géotropique. Une tige de *Mercuriale* a été courbée à la main, dans un plan horizontal et immobilisée pendant une heure dans cette position. J'ai alors sectionné un entre-nœud en deux moitiés, l'une concave, l'autre convexe vers l'extérieur. En comparant leurs poids, avant, puis après déshydratation, j'ai observé une teneur en eau plus forte dans la moitié convexe que dans la moitié concave, résultat qui confirme l'explication précédente.

Éliminant la cause d'erreur qui résulte de la présence de la moelle, reprenons donc l'étude de la répartition de l'eau dans le tissu cortical d'une tige de *Mercuriale* qui a été soumise pendant une heure ou deux à l'excitation géotropique. Si on prélève, avec un scalpel, deux portions d'écorce, l'une sur la face supérieure, qui devient concave, l'autre sur la face inférieure, qui devient convexe, les résultats changent du tout au tout : c'est bien l'écorce de la moitié supérieure qui est la plus riche en eau. Si l'on place, en effet, les deux fragments d'écorce sur les deux plateaux de la balance, comme il a été expliqué plus haut, l'équilibre primitif est bientôt rompu : c'est le fragment prélevé sur le côté inférieur de la tige qui l'emporte, après déshydratation. La différence, certes, n'est pas considérable : pour des portions d'écorce, prélevées sur une tige placée

horizontalement pendant une heure, et pesant chacune de l'ordre de 70 milligrammes, la différence n'atteint que 1 milligramme après vingt-quatre heures de déshydratation. La déviation de l'aiguille de la balance est, en tout cas, fort nette et de sens inverse de celle qu'on observe avec une tige dont la moelle a été conservée.

L'expérience montre donc bien que, dans une tige soumise à l'excitation géotropique, la teneur en eau est plus considérable dans l'écorce de la face supérieure que dans celle de la face inférieure.

Étude expérimentale des feuilles primordiales d'Avoine. — Avec les feuilles primordiales d'Avoine, la même vérification peut être faite. Elle est du reste plus facile, en ce sens que les feuilles primordiales sont dépourvues de moelle : il suffit alors, après les avoir maintenues horizontalement pendant un certain temps, de les sectionner longitudinalement et d'en comparer les deux moitiés supérieure et inférieure. Pour une feuille primordiale ayant 2 centimètres de long et pesant 10 milligrammes environ, la moitié supérieure renferme un dixième de milligramme d'eau de plus que la moitié inférieure. Cette différence est très petite; mais les quantités à comparer sont elles-mêmes peu considérables.

En plus de cette vérification directe de l'inégale répartition de l'eau dans les germinations d'Avoine soumises à l'action de la pesanteur, nous en trouvons une autre, indirecte il est vrai, dans l'observation suivante :

On sait que la transpiration est considérable au sommet des feuilles primordiales d'Avoine : j'ai d'ailleurs montré (1914), que les stomates y sont, à ce niveau, particulièrement nombreux. Lorsque la vaporisation de l'eau dans l'air est difficile, lorsque, par exemple, les germinations sont placées sous une cloche de verre, une goutte d'eau apparaît au sommet de chaque feuille primordiale. Si une germination d'Avoine est disposée horizontalement, sous une cloche, on observe naturellement encore une goutte d'eau vers son extrémité. Mais ce n'est pas exactement au sommet de l'organe que la

goutte apparaît : elle se montre sur la face supérieure, à 1 millimètre environ du sommet ; puis elle grossit progressivement, glisse ensuite vers le bas, et pend alors, maintenue à la face inférieure par capillarité.

Il résulte de cette observation que, pour une germination d'Avoine placée horizontalement, l'émission d'eau est plus considérable au niveau de la moitié supérieure qu'au niveau de la moitié inférieure : il est raisonnable d'en conclure que la richesse en eau est plus considérable dans la moitié supérieure que dans la moitié inférieure.

Étude expérimentale des racines. — La recherche directe de la répartition de l'eau peut se faire pour la racine comme pour la tige et les germinations d'Avoine. Mais dans les régions terminale et subterminale de la racine, siège de l'excitation et de la réaction géotropiques, le parenchyme du cylindre central ne présente pas encore les caractères de la moelle ; il n'est séparé du tissu cortical ni par des faisceaux libériens ou ligneux, ni par un endoderme différencié ; il participe donc aux mêmes variations que le tissu cortical, quant à sa richesse en eau. On peut, dès lors, opérer plus facilement qu'avec les tiges, puisqu'il suffit de partager l'extrémité d'une racine en deux moitiés, l'une supérieure, l'autre inférieure. Les pesées sont, d'autre part, moins délicates à effectuer que pour les germinations d'Avoine, puisqu'on peut opérer avec des racines volumineuses, comme celles de Fève (*Vicia Faba*) ou de Pois chiche (*Cicer arietinum*). Sur une racine placée horizontalement pendant deux ou trois heures, une portion, ayant une longueur de 1 à 2 centimètres, est détachée à l'extrémité ; la richesse en eau dans les deux moitiés supérieure et inférieure est alors étudiée par la méthode habituelle : avec une racine de Fève dont la portion utilisée pesait 20 grammes, la moitié supérieure renfermait 0^{mg},5 d'eau de plus que la moitié inférieure. L'excitation géotropique modifie donc bien la répartition de l'eau dans la racine comme dans la tige.

Étude expérimentale des feuilles. — Pour les feuilles, j'ai pu employer la même méthode de contrôle quand le limbe,

déplacé de sa position normale, est installé dans un plan vertical, la pointe dirigée vers le côté, le pétiole étant alors horizontal. Une section par un plan horizontal passant par le milieu de la feuille coupe le pétiole en deux moitiés, l'une supérieure, l'autre inférieure. Comme le tissu médullaire est d'ordinaire fort réduit et assez peu différencié, il suffit de comparer les poids des deux moitiés du pétiole, avant et après déshydratation, exactement comme pour les racines. Avec une portion de pétiole de *Mercuriale*, pesant environ 23 milligrammes, la moitié supérieure contenait 0mg,5 d'eau de plus que la moitié inférieure.

L'étude expérimentale de la répartition de l'eau dans les tiges dans les racines et dans les feuilles confirme donc bien, d'une manière générale, que, dans ces organes soumis à l'excitation géotropique, la teneur en eau s'élève dans le tissu cortical de la moitié supérieure.

§ 2. RÉPARTITION DE LA PRESSION OSMOTIQUE DANS LES ORGANES SOUMIS À L'EXCITATION GÉOTROPIQUE. — La première conclusion que nous avons déduite de l'étude de l'amidon mobile et de son rôle se trouve confirmée. Considérons maintenant la seconde, relative à la pression osmotique.

À la vérité, ce n'est pas la pression osmotique, mais plutôt la richesse en eau et la turgescence qui jouent un rôle fondamental dans la série des phénomènes géotropiques. Aussi je n'ai étudié spécialement ni sa répartition, ni ses variations dans les organes déplacés de leur position normale. Je me contenterai de rappeler ici les recherches que quelques physiologistes ont consacrées à la pression osmotique, dans les organes soumis à l'action de la pesanteur.

SCHLEY (1920), opérant sur des tiges de Fèves couchées horizontalement, a cherché comment varie la pression osmotique dans les moitiés supérieure et inférieure de l'organe : il mesurait cette pression en cherchant la concentration en saccharose d'une solution capable de déterminer la plasmolyse respectivement de l'une et de l'autre moitié.

Voici, résumées dans le tableau ci-dessous, les concentrations correspondantes, évaluées en poids de sucre en solution

dans 100 grammes d'eau, pour les moitiés inférieure et supérieure de tiges de Fèves ; les plantes étaient, au préalable, soumises à l'excitation géotropique pendant un certain temps qui est indiqué dans la première colonne.

DURÉE DE L'EXCITATION.	CÔTÉ SUPÉRIEUR.	CÔTÉ INFÉRIEUR.
0 minute.....	42	42
10 minutes.....	43	43
45 minutes.....	43	44
1 heure à 5 heures.....	43	44,5
Plus de 5 heures.....	43	43

L'examen de ce tableau montre que la pression osmotique devient plus considérable dans la moitié inférieure que dans la moitié supérieure, au cours de l'excitation et de la réaction géotropiques : c'est bien ce que nous avons établi en recherchant le rôle de l'amidon mobile dans la perception de l'excitation.

Une différence est cependant à signaler entre les résultats obtenus par Schley et ceux que nous avons prévus. Il a observé un léger accroissement de la pression osmotique dans la moitié supérieure, tandis que le raisonnement nous avait fait conclure à une diminution. Mais nous avons raisonné sur les cellules à amidon mobile comme si leurs parois étaient des membranes parfaitement héli-perméables. Or les membranes protoplasmiques ne le sont qu'imparfaitement : si elles laissent passer plus spécialement l'eau, elles n'arrêtent pas totalement les substances cristalloïdes apportées par la sève ou élaborées par les cellules elles-mêmes. Lorsque, dès lors, la circulation de l'eau est accélérée dans la moitié supérieure d'une tige placée horizontalement, le cheminement des matières solubles est également favorisé. Mais, si l'eau, lorsqu'elle est en excès dans les tissus supérieurs, peut être expulsée au dehors par les stomates, il n'en est pas de même pour les substances osmotiques, en solution dans leur contenu cellulaire. Ainsi s'explique leur légère augmentation et, par suite, l'accroissement de la pression osmotique

dans la moitié supérieure d'une tige soumise à l'excitation géotropique.

Antérieurement aux recherches de Schley, l'inégale répartition de la pression osmotique, sous l'action de la pesanteur, a déjà été mise en évidence par C. Hilburg (1881) pour les pétioles de Haricot. Quand on retourne la plante, on observe des différences à la base des feuilles, au niveau de l'articulation, région riche en amidon mobile ; pour plasmolyser les cellules de la moitié inférieure de l'articulation, il faut une solution de nitrate de potasse plus riche que pour plasmolyser les cellules de la moitié supérieure, et la différence est de l'ordre de 1 p. 100.

L'inégale répartition de la pression osmotique est, en résumé, confirmée par les observations précises de Schley et par celles de Hilburg.

Sans insister davantage sur la pression osmotique, dont nous n'aurons plus à parler dans les chapitres suivants, abordons la troisième déduction de l'étude sur l'amidon mobile, celle qui a trait à la turgescence.

§3. RÉPARTITION DE LA TURGESCEANCE DANS LES ORGANES SOUMIS A L'EXCITATION GÉOTROPIQUE. — La turgescence, qui joue un rôle fondamental dans la réaction géotropique des divers organes, sera longuement étudiée dans la suite de ce travail. Contrôlons seulement, ici, son inégale répartition dans les tiges, les germinations d'Avoine, les racines et les feuilles, déplacées de leurs positions normales.

Observons d'abord que certains effets de la turgescence sont bien connus. Lorsqu'on fend longitudinalement une tige en deux parties égales, on observe une divergence des deux moitiés, qui deviennent chacune concaves vers l'extérieur ; dans l'eau pure, la divergence s'exagère ; dans une solution plasmolysante, au contraire, elle s'atténue, et bientôt les deux moitiés convergent l'une vers l'autre, devenant chacune convexes vers l'extérieur : ces courbures sont fonctions de la turgescence et peuvent même constituer un moyen de l'évaluer.

Or, si l'on sépare en deux moitiés, l'une supérieure, l'autre inférieure, une tige placée horizontalement et soumise au

préalable à l'action de la pesanteur pendant une heure par exemple, on constate que les deux moitiés divergent ; mais la moitié supérieure s'écarte de sa position primitive plus que ne le fait la moitié inférieure. Il en résulte que, dans la tige intacte, placée horizontalement, la turgescence est plus considérable dans la moitié supérieure que dans la moitié inférieure (fig. 10, A).

Dans les feuilles primordiales de Graminées, les effets de la turgescence sont les mêmes que dans les tiges : la même répartition de la turgescence s'y observe quand l'une d'elles est soumise à l'excitation géotropique.

Par contre, dans les racines, les effets de la turgescence sont

inverses de ce qu'ils sont dans les tiges : lorsque la région terminale et subterminale d'une racine est séparée longitudinalement en deux moitiés, celles-ci convergent l'une vers l'autre, chacune devenant convexe vers l'extérieur ; quand la turgescence diminue, par plasmolyse par exemple, les moitiés convergent de moins en moins, puis deviennent divergentes. Ici encore, l'examen de la courbure peut fournir des renseignements sur la valeur de la turgescence.

Sectionnant donc en ses deux moitiés supérieure et inférieure une racine soumise à l'excitation géotropique, on voit que les deux moitiés convergent l'une vers l'autre, la courbure de la moitié supérieure étant plus forte que celle de l'autre moitié, la turgescence est, dans ces conditions, plus considérable dans la première moitié que dans la seconde (fig. 10, B).

Une vérification analogue de la répartition de la turgescence

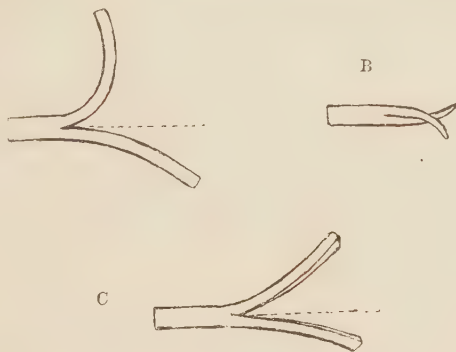


Fig. 10. — A. Tige placée horizontalement, puis fendue en deux moitiés inférieure et supérieure. — B. Racine placée horizontalement, puis fendue en deux moitiés inférieure et supérieure. — C. Pétiole placé horizontalement, puis fendu en deux moitiés inférieure et supérieure. (La feuille, déplacée de sa position normale, avait son limbe dans un plan vertical.)

peut être faite pour une feuille orientée dans un plan vertical, la pointe étant dirigée vers le côté. Les deux moitiés du pétiole, séparées l'une de l'autre, s'écartent et deviennent concaves vers l'extérieur ; la moitié supérieure s'écarte d'ailleurs plus que la moitié inférieure (fig. 10, C). Or, les effets de la turgescence sont analogues pour les tiges et pour les pétioles. Dans le pétiole d'une feuille orientée comme il vient d'être dit, la turgescence est par conséquent plus forte dans la moitié supérieure que dans la moitié inférieure.

En résumé, l'expérience montre bien que, dans un organe déplacé de sa position normale, la turgescence se modifie et devient plus considérable dans la moitié supérieure que dans la moitié inférieure.

RÉSUMÉ DU CHAPITRE PREMIER.

Au cours de ce premier chapitre, nous avons mis en évidence le rôle de l'amidon mobile dans la perception de l'excitation géotropique et dans la propagation de cette excitation.

En somme, ces phénomènes se ramènent simplement à une action osmotique, corrélative de l'hydrolyse de l'amidon mobile. De cette action, qui perturbe l'équilibre osmotique initial, résultent de nouvelles répartitions et de l'eau et de la turgescence, que des considérations théoriques nous ont permis de prévoir et que l'expérience nous a permis de contrôler.

CHAPITRE II

LA RÉACTION GÉOTROPIQUE

Section I.

La réaction géotropique des tiges et des germinations de Graminées.

§ 1. IMPORTANCE DU TISSU CORTICAL. — Dans le chapitre précédent, nous avons montré que la répartition initiale de l'eau et de la turgescence se modifie dans tout organe soumis à l'excitation géotropique. Il nous faut maintenant rechercher comment, de cette modification, résulte la réaction géotropique. Nous étudierons ce problème d'abord pour les tiges et pour les feuilles primordiales de Graminées, ensuite pour les racines et enfin pour les feuilles.

Lorsqu'une tige, couchée horizontalement, est soumise à l'excitation géotropique, la teneur en eau et la turgescence deviennent bientôt plus considérables dans le tissu cortical de la moitié supérieure que dans celui de la moitié inférieure : il est par suite naturel de penser que le tissu cortical joue un rôle probablement important dans la suite du phénomène, c'est-à-dire dans la réaction géotropique.

Quant au cylindre central, constitué essentiellement par du tissu médullaire et par les faisceaux libéro-ligneux, il ne peut intervenir dans cette réaction que faiblement, et d'ailleurs d'une manière indirecte. La moelle, en effet, parenchyme plastique, suit passivement toutes les déformations géotropiques ou autres de la tige ; elle ne peut, par elle-même, déterminer aucune courbure de l'organe, de même qu'elle ne peut guère gêner toute courbure qui, par ailleurs, aurait tendance à se produire. Du reste, Sachs (1865) a constaté que la moelle, isolée d'une tige courbée sous l'action de la

pesanteur, se redresse aussitôt : la moelle ne joue donc pas un rôle actif, elle n'a au contraire qu'un rôle purement passif dans la réalisation de la courbure géotropique. Quant aux faisceaux libéro-ligneux, formés en partie par des cellules mortes, ils ne peuvent guère intervenir que parce qu'ils apportent aux autres tissus et l'eau et les substances nutritives : ils permettent ainsi à ces tissus de modifier la composition de leurs éléments cellulaires et, par suite, de modifier leur turgescence ainsi que leur vitesse de croissance, et finalement de participer à la réaction géotropique.

En résumé, c'est seulement le tissu cortical qu'il importe de considérer maintenant. Puisque, d'autre part, le rôle actif de la moelle est nul dans tous ces phénomènes, nous pouvons étudier simultanément et la tige, en général, et les feuilles primordiales de Graminées : ces feuilles ne diffèrent guère, en effet, des tiges que par l'absence de moelle. Nous pourrons donc, dans ce qui suit, raisonner et expérimenter aussi bien sur les tiges que sur les germinations de Graminées : les conclusions auxquelles nous aboutirons pour les unes seront valables pour les autres.

§ 2. CROISSANCE ET RÉACTION GÉOTROPIQUE. — Lorsqu'une germination d'Avoine, couchée horizontalement, réagit à l'excitation géotropique et, par suite, se relève, les dimensions de ses deux moitiés inférieure et supérieure se modifient nécessairement. La première devient enveloppante par rapport à la seconde, enveloppée ; la moitié inférieure devient donc relativement plus longue que la moitié supérieure.

Or, l'examen d'une plantule d'Avoine, au cours de sa réaction géotropique, montre que la feuille primordiale s'allonge en même temps qu'elle se relève ; par conséquent, la différence de longueur qui s'établit entre les moitiés inférieure et supérieure ne résulte pas d'un raccourcissement de cette dernière, mais d'une croissance inégale des deux moitiés, plus considérable pour la première.

D'ailleurs, Sachs (1873), R. Barth (1894), etc., ont montré que, lors de la courbure géotropique des tiges, il se produit une accélération de la croissance vers la face inférieure ;

la face supérieure s'allonge généralement, mais moins que dans les tiges normales. On voit donc qu'il est important de préciser les rapports qui existent entre la croissance et la réaction géotropique.

Observons d'abord que les organes en voie de croissance sont, seuls, susceptibles de réagir à l'excitation géotropique ; si, pourtant, les tiges adultes de Graminées font exception à cette règle, c'est que leur faculté de croissance n'est pas entièrement disparue. Puisque, d'autre part, la réaction géotropique est corrélative d'une accélération de la croissance, du moins pour la moitié inférieure de l'organe, la réaction géotropique doit s'effectuer plus spécialement dans les zones à forte croissance : c'est ce que montrent particulièrement bien les germinations de Graminées.

Recherchons, en effet, comment se localise la croissance, dans les feuilles primordiales d'Avoine. Sur l'une d'elles, développée à la lumière diffuse, à la température de 15°, et ayant déjà une longueur de 12 millimètres, j'ai tracé des repères de 3 millimètres en 3 millimètres, la divisant ainsi en quatre parties égales. Deux jours après, les quatre intervalles, primitivement égaux, mesuraient respectivement, de la base au sommet : 8 millimètres, 17 millimètres, 13 millimètres, 4^{mm},5.

La croissance, assez réduite au voisinage du sommet, présente donc sa plus grande intensité vers le milieu et au-dessous de celui-ci. Or, si nous considérons trois positions A, B, C, occupées successivement par une germination d'Avoine qui, primitivement couchée, se relève, nous observons que la courbure géotropique débute en *a*, vers le sommet, puis se propage en *b*, vers le milieu, pour s'achever plus bas en *c* : ces régions *a*, *b*, *c* sont précisément des régions en voie d'allongement. D'autre part, la région *c* est celle où la croissance présente sa plus grande intensité, et c'est aussi celle où la courbure géotropique est la plus forte, c'est-à-dire celle dont le rayon de courbure est le plus petit. Les zones de croissance et celles de réaction géotropique coïncident donc parfaitement.

La même conclusion s'impose encore, et d'une manière

peut-être plus précise, si l'on étudie les Panicées. Observons, par exemple, la croissance d'une germination de *Panicum italicum*. Dans la plantule couchée horizontalement, c'est non la feuille primordiale, mais l'axe hypocotylé qui effectue la courbure géotropique. Or, une germination examinée à un ou plusieurs jours d'intervalle ne présente, une fois la feuille primordiale formée, aucun accroissement de cette dernière ; seul, l'axe hypocotylé s'allonge. Ainsi, dans une germination examinée à trois jours d'intervalle, la feuille primordiale avait toujours $4^{\text{mm}},5$; l'axe hypocotylé, au contraire, passait de 8 millimètres à 16 millimètres. Un repère tracé primitivement au milieu de l'axe hypocotylé était, trois jours après, à $11^{\text{mm}},5$ du sommet et à $4^{\text{mm}},5$ de la base : la croissance en est localisée spécialement dans la moitié supérieure : or, c'est précisément dans cette moitié supérieure que prend naissance la courbure géotropique. Ici encore, zones de croissance et de réaction géotropique coïncident parfaitement.

Étant donnés les rapports précis qui existent entre le géotropisme et la croissance, on peut se demander si la courbure géotropique d'une tige ne résulte pas directement d'une accélération de la croissance dans sa moitié inférieure, accélération déterminée soit par la position particulière de l'amidon mobile, soit par une autre cause encore mal précisée. Une expérience va nous montrer qu'il n'en est rien.

Examinons, à cet effet, les longueurs des moitiés inférieure et supérieure d'une germination d'Avoine en voie de réaction géotropique, d'abord sur la feuille intacte, ensuite sur la feuille sectionnée longitudinalement. Pour faciliter les mesures, des traits au vernis noir ont été tracés sur les deux faces considérées. Voici les nombres observés dans une expérience.

Pour la moitié supérieure, deux repères écartés de $17^{\text{mm}},8$ sur l'organe intact n'étaient plus, après la section, qu'à $17^{\text{mm}},4$ l'un de l'autre : il y a donc eu un raccourcissement atteignant $0^{\text{mm}},4$ en valeur absolue, et $\frac{0,4}{17,8}$ ou $\frac{1}{44,5}$, en valeur relative.

Pour la moitié inférieure, deux repères, primitivement

à 19^{mm},8 l'un de l'autre, n'étaient plus éloignés, après la section, que de 19 millimètres: le raccourcissement a été de 0^{mm},8 en valeur absolue, et de $\frac{0,8}{19,8}$ ou $\frac{1}{24,7}$ en valeur relative.

Quand l'organe a été fendu longitudinalement, la moitié inférieure s'est raccourcie plus que la moitié supérieure: l'assise superficielle inférieure a diminué de $\frac{1}{24,7}$ de sa valeur et l'assise superficielle supérieure de $\frac{1}{44,5}$, soit environ deux fois plus la première que la seconde.

Essayons d'interpréter ces résultats, qui confirment d'ailleurs des observations déjà anciennes de Sachs (1872) et même de Dutrochet (1837). Si la courbure géotropique résultait d'une accélération de la croissance, dans la moitié inférieure de l'organe, cette croissance déterminerait une traction de la moitié inférieure sur la moitié supérieure, celle-ci constituant un obstacle à l'accroissement de celle-là. Mais alors, après la section, la moitié inférieure, libérée de la moitié supérieure, devrait devenir nettement plus longue que cette dernière; or, c'est juste le contraire que nous observons.

Nous pouvons en conclure que *la réaction géotropique d'une tige ou d'une germination de Graminée ne résulte pas directement d'une accélération de la croissance dans sa moitié inférieure.*

La croissance est, certes, plus considérable dans la moitié inférieure que dans la moitié supérieure; mais cette croissance accélérée n'est pas la cause de la courbure: nous allons voir qu'elle en est, au contraire, la conséquence, en étudiant les effets de l'inégale répartition de la turgescence pendant la réaction géotropique.

§ 3. TURGESCEANCE ET RÉACTION GÉOTROPIQUE. — L'idée d'attribuer à la turgescence un rôle fondamental dans le géotropisme est déjà fort ancienne: Dutrochet, au début du xix^e siècle, voyait dans toutes les courbures tropistiques des effets de la

turgescence. Un demi-siècle plus tard, de Vries, en 1880, observait qu'une courbure géotropique inachevée est en partie effacée par l'action d'une solution plasmolysante de sel à 20 p. 100. C'est seulement lorsque la courbure est définitivement achevée et fixée qu'elle subsiste malgré la déshydratation et, par suite, malgré la perte de toute turgescence notable, ainsi que Frank le signalait en 1863.

Essayons donc ici de montrer également le rôle fondamental de la turgescence dans la réaction géotropique. Au chapitre qui traite de la perception de l'excitation, nous avons vu que, dans une tige couchée horizontalement, la turgescence est plus forte dans la moitié supérieure que dans la moitié inférieure. On sait que, si la turgescence varie dans un organe, la tendance qu'en possède chaque moitié, à se courber, varie en même temps que varie sa rigidité.

Il est dès lors facile de comprendre ce qui se passe dans une tige placée d'abord verticalement, puis ensuite horizontalement. Quand l'organe est dans sa position normale verticale, tout plan passant par l'axe de la plante partage la tige en deux moitiés, dans lesquelles la turgescence présente la même valeur ; ces deux moitiés ont ainsi des tendances égales à se courber chacune vers l'extérieur : dès lors, les deux tendances se neutralisent, et l'ensemble conserve son orientation primitive. Mais, dans la tige placée horizontalement, la turgescence s'élève dans la moitié supérieure ; la rigidité et la tendance à se courber vers l'extérieur deviennent plus considérables pour la moitié supérieure que pour la moitié inférieure ; par conséquent, la moitié supérieure entraîne, vers le haut, la moitié inférieure malgré la tendance, moindre il est vrai, que possède cette dernière à se courber vers le bas.

Dans cet entraînement de tout l'organe vers le haut, la moitié inférieure de l'organe devient nécessairement enveloppante par rapport à la moitié supérieure, qui devient enveloppée ; la moitié inférieure s'allonge donc, au cours de la courbure géotropique, plus que la moitié supérieure. Mais cette accélération de la croissance ne résulte pas d'une activité propre de la moitié inférieure ; si cette dernière s'allonge notablement, c'est parce qu'elle est entraînée, tirée,

tendue par la moitié supérieure. Dès que cet effort de traction est supprimé, comme dans l'expérience sur les longueurs relatives des deux moitiés supérieure et inférieure d'une germination d'Avoine d'abord intacte, puis sectionnée longitudinalement, dès que cet effort est supprimé, la moitié inférieure qui n'est plus tendue, tirée, se raccourcit notablement : ainsi s'explique le résultat que nous avons observé, quand nous faisons l'expérience précédente pour savoir si l'accélération de la croissance dans la moitié inférieure de l'organe n'est pas la cause immédiate de la courbure géotropique.

La courbure géotropique de la tige résulte de l'entraînement vers le haut de tout l'organe par la moitié supérieure, à forte turgescence; la moitié inférieure ne jouant dans le phénomène qu'un rôle purement passif.

§ 4. ÉPIDERME ET TURGESCECE. — C'est donc de l'inégale répartition de la turgescence, dans une tige déplacée de sa position normale, que résulte le début de la réaction géotropique. Mais la turgescence ne produit pas les mêmes effets sur les divers organes : si elle détermine une divergence des deux moitiés d'une tige ou d'une germination de Graminée sectionnée longitudinalement, elle détermine au contraire une convergence des deux moitiés d'une racine. Pour bien comprendre le mécanisme de la réaction géotropique des tiges et des feuilles primordiales de Graminées, il convient donc de rechercher comment la turgescence intervient dans les tendances que présentent les deux moitiés de l'un de ces organes à s'écarter l'une de l'autre.

J'ai étudié spécialement ce problème pour les feuilles primordiales d'Avoine. A cet effet, j'ai examiné au microscope, d'abord dans l'eau pure, puis dans une solution fortement plasmolysante, des coupes minces, longitudinales, de moitiés de feuille primordiale. J'ai reproduit, dans ce travail, les deux dessins à la chambre claire d'une même coupe, ainsi examinée (fig. 11). La coupe considérée ne rencontre aucun faisceau libéro-ligneux, ce qui est sans inconvénient, puisque le système vasculaire ne joue aucun rôle fondamental dans les phé-

nomènes qui nous occupent. La coupe intéresse le tissu cortical, réduit ici à un petit nombre d'assises de cellules, limité extérieurement par un épiderme normal.

Dans l'eau pure, les cellules du tissu cortical présentent des contours arrondis ; des méats considérables marquent les raccords de ces cellules entre elles, mais, par contre, font défaut entre l'épiderme et la première assise corticale. Dans

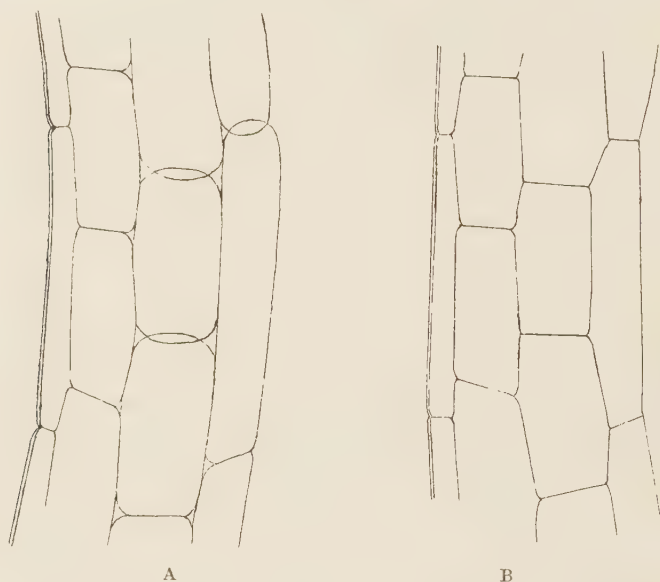


Fig. 11. — *Avena sativa*. Coupe longitudinale d'un fragment de cotylédon examinée : A. dans l'eau pure ; B. dans une solution plasmolysante.

la solution plasmolysante, des contours anguleux remplacent les contours arrondis, et aucun méat ne s'observe plus.

Les dimensions des cellules sont, en outre, notablement différentes dans l'eau pure et dans la solution plasmolysante. Voici, sur le dessin à la chambre claire, les dimensions précises de deux cellules, l'une prise dans l'épiderme, l'autre dans la région profonde de l'écorce. Une cellule épidermique ayant, dans l'eau pure, une longueur de $4\text{ cm},8$, ne mesure plus, après la plasmolyse, que $3\text{ cm},8$. Une cellule corticale assez éloignée de l'épiderme, ayant $4\text{ cm},45$ dans l'eau pure, n'a, plasmolysée, que $3\text{ cm},8$.

Les variations relatives pour l'épiderme et pour la profondeur de l'écorce sont respectivement de :

$$\frac{4 - 3,8}{4} = \frac{1}{20}, \quad \frac{4,45 - 3,8}{4,45} = \frac{1}{6,8}.$$

La variation est environ trois fois plus forte pour la région profonde de l'écorce que pour l'épiderme.

Ainsi, passant de l'eau pure dans une solution plasmoly-sante, les cellules corticales diminuent de volume d'une quantité considérable. Cette variation de volume est en rapport immédiat avec la richesse initiale en eau du contenu cellulaire, et par suite avec la richesse initiale de ce contenu cellulaire en substances osmotiques. Puisque la variation de volume est considérable, c'est donc que les cellules corticales renferment, en quantité assez considérable, des substances osmotiques : cela n'a d'ailleurs rien de surprenant pour un tissu chlorophyllien, capable d'élaborer des hydrates de carbone.

Mais une forte concentration en substances osmotiques ne suffit pas pour déterminer de grandes variations de volume chez des cellules placées successivement dans l'eau pure, puis dans une solution plasmolysante ; il faut encore que leur paroi soit suffisamment élastique ; or, il en est ainsi pour les cellules corticales, dont les parois purement cellulósiques sont minces, extensibles et élastiques.

Quant à l'épiderme, il présente des variations de longueur, et par suite de volume, bien moindres que le tissu cortical. Mais on sait qu'il en est aussi très différent et par son contenu et par sa paroi externe. Dépourvu de chlorophylle, sauf dans les cellules stomatiques, il est relativement pauvre en substances osmotiques. D'autre part, il possède une cuticule bien différenciée : sa paroi externe, épaissie et cutinisée, est donc moins déformable, moins extensible que sa paroi interne, demeurée mince et cellulósique.

Il est, dès lors, facile de comprendre pourquoi la divergence que présentent les deux moitiés d'une feuille primordiale d'Avoine s'accroît dans l'eau pure, et au contraire diminue jusqu'à faire place à une convergence dans une solution concentrée. Dans l'eau pure, les cellules corticales absorbent

sensiblement plus d'eau que les cellules épidermiques, puisque leur contenu est plus riche en substances osmotiques ; l'accroissement en surface de l'épiderme est en outre difficile et, par suite, assez faible à cause de sa cuticule peu déformable. Chaque moitié de la feuille primordiale s'accroît donc de façon dissymétrique : la paroi externe s'allonge en particulier moins que la paroi interne, et il en résulte nécessairement, mécaniquement, une courbure fortement concave vers l'extérieur.

Dans une solution plasmolysante, les phénomènes inverses se produisent : le tissu cortical, primitivement plus riche en eau, en perd relativement plus que l'épiderme ; c'est le tissu cortical qui diminue relativement le plus de volume ; il se raccourcit sensiblement plus que l'épiderme, et nécessairement la courbure concave s'atténue puis arrive à se transformer en une courbure convexe.

A la vérité, la richesse plus ou moins grande en substances osmotiques pour l'épiderme et l'écorce, l'élasticité inégale pour les membranes cellulosiques et les membranes cutinisées ne constituent pas des notions nouvelles : c'est par des considérations du même ordre qu'on explique, par exemple, le mécanisme de l'ouverture et de la fermeture des stomates. Si j'ai cru devoir rappeler ces propriétés de l'épiderme et du tissu cortical, c'est parce qu'elles permettent de comprendre la cause des courbures que prennent les moitiés d'une feuille primordiale d'Avoine, courbures dont l'importance est capitale, lors de la réaction géotropique.

En résumé, c'est la présence de l'épiderme qui détermine le sens des courbures que fait, soit dans l'eau, soit dans une solution plus ou moins plasmolysante, une moitié de feuille primordiale d'Avoine. Il en est évidemment de même pour une moitié de tige, puisque l'épiderme et le tissu cortical y présentent les mêmes caractères que dans les germinations de Graminées.

§ 5. APPAREIL METTANT EN ÉVIDENCE LE MÉCANISME DE LA RÉACTION GÉOTROPIQUE. — S'il est exact que la réaction géotropique des tiges dépend essentiellement de la présence de l'épiderme, il doit être possible de réaliser un dispositif

mécanique déformable rappelant, par les caractéristiques de ses organes, la structure d'une tige, et rappelant, en outre, par le sens de ses déformations dans certaines conditions, la réaction géotropique. Mais, avant de décrire le dispositif très simple que j'ai réalisé, il nous faut encore insister sur les propriétés particulières de l'épiderme.

On sait que, dans une tige normale, l'épiderme et le tissu cortical exercent l'un sur l'autre des efforts de traction. Détaché de la plante, un lambeau d'épiderme se raccourcit ; dans les mêmes conditions, un fragment de parenchyme cortical s'allonge. Dans l'organe intact, l'épanouissement du tissu cortical est gêné par l'épiderme ; il est, comme on dit, en tension positive. Inversement, l'épiderme est tendu, tiré par le parenchyme cortical : il est en tension négative.

Cette action réciproque des deux tissus en question se comprend facilement : les cellules corticales, malgré leur pression osmotique élevée, malgré un apport suffisant d'eau, malgré l'élasticité considérable de leurs parois, ne peuvent atteindre le volume qu'elles auraient si elles étaient séparées du reste de la plante : elles sont en effet gênées par l'épiderme, dont la pression osmotique et surtout l'élasticité sont insuffisantes pour permettre leur épanouissement complet.

L'épiderme constitue donc une sorte de capuchon qui entoure les tissus sous-jacents et qui les empêche d'atteindre des dimensions en véritable rapport avec leur structure propre. L'épiderme s'oppose, en particulier, à l'épanouissement rapide du parenchyme jeune, issu des cellules initiales, au sommet de la tige. Il ne cède que progressivement sous la tension positive du tissu cortical, non seulement alors au voisinage immédiat des cellules initiales, mais encore dans les régions plus ou moins éloignées de l'extrémité. Ainsi s'expliquent les particularités bien connues de l'allongement des tiges, allongement qui est à la fois terminal et intercalaire.

Toutes ces considérations sur l'épiderme et sur le tissu cortical pourraient peut-être sembler un peu longues et hors du sujet qui nous occupe, sans rapport avec le géotropisme. Nous allons voir qu'il n'en est rien : elles vont, en effet, nous permettre de répondre à une objection sérieuse qui pourrait

être faite à la théorie que nous avons donnée de la réaction géotropique ; elles vont en même temps nous amener à la description de l'appareil, objet de ce paragraphe.

La courbure géotropique des tiges résulte, en somme, de ce que, dans la moitié supérieure d'un organe couché horizontalement, l'épiderme empêche le tissu cortical sous-jacent d'accroître les dimensions de ses cellules proportionnellement à l'accroissement de sa richesse en eau : l'ensemble de ce tissu cortical supérieur et de l'épiderme adjacent fonctionne comme un levier qui entraîne, vers le haut, la tige tout entière. Mais, dans ce mouvement, l'épiderme de la moitié inférieure s'allonge plus que celui de la moitié supérieure. Comment pouvons-nous alors concilier la résistance à l'allongement pour l'épiderme supérieur avec la possibilité d'un allongement notable pour l'épiderme inférieur ?

C'est sous la forte tension du tissu cortical de la moitié supérieure que le phénomène se déclenche. L'épiderme en contact avec ce tissu cortical n'est-il pas alors plus fortement tendu que l'épiderme inférieur ? Dans ces conditions, l'épiderme supérieur ne doit-il pas s'allonger plus que l'épiderme inférieur ?

Il est fondamental de répondre à ces questions. Sinon, on pourrait conclure de ce qui précède que, dans une tige couchée horizontalement, la moitié supérieure s'accroît plus que la moitié inférieure et que, par conséquent, la pesanteur oriente les tiges vers le bas, au lieu de les orienter vers le haut.

En tenant compte de l'élasticité et de la tension de l'épiderme et du tissu cortical, dans les deux moitiés supérieure et inférieure d'une tige horizontale, un mathématicien pourrait sans doute trouver la position d'équilibre de cette dernière. Contentons-nous ici d'étudier le problème expérimentalement (fig. 12).

A cet effet, j'ai utilisé quatre ressorts : deux d'entre eux, *a* et *b* (fig. 12, 1^{er} dessin), plus petits, jouent dans l'appareil un rôle comparable à celui des épidermes supérieur et inférieur ; les deux autres, *A* et *B* (fig. 12, 2^e dessin), un peu plus longs, jouent le rôle des tissus corticaux correspondants.

Si l'on attache les deux extrémités d'un petit ressort a respectivement aux deux extrémités d'un grand ressort A , et si on maintient ces deux ressorts en contact par des ligatures au niveau de quelques spires, on voit que le système aA se courbe (fig. 12, 3^e dessin), devenant concave vers l'extérieur du côté a . Dans ces conditions, les deux ressorts réagissent l'un

sur l'autre, a étant allongé par A et A étant raccourci par a : dans le langage des physiologistes, le ressort a serait en tension négative et A en tension positive. Le système aA se comporte donc comme la moitié d'une tige suffisamment riche en eau.

A l'aide de deux fils fixés respectivement à deux spires

du ressort A , on peut, en tirant convenablement, augmenter ou diminuer sa tension positive ; de même qu'on peut augmenter ou diminuer la tension positive du tissu cortical dans une demi-tige, en plaçant cette dernière soit dans l'eau, soit dans une solution plasmolysante. Si on augmente la tension positive, aussi bien pour le système de ressorts que pour une demi-tige, on observe une exagération de la concavité primitive (fig. 12, 4^e dessin). Si on diminue la tension, on voit que la concavité s'atténue (fig. 12, 5^e dessin) et se transforme

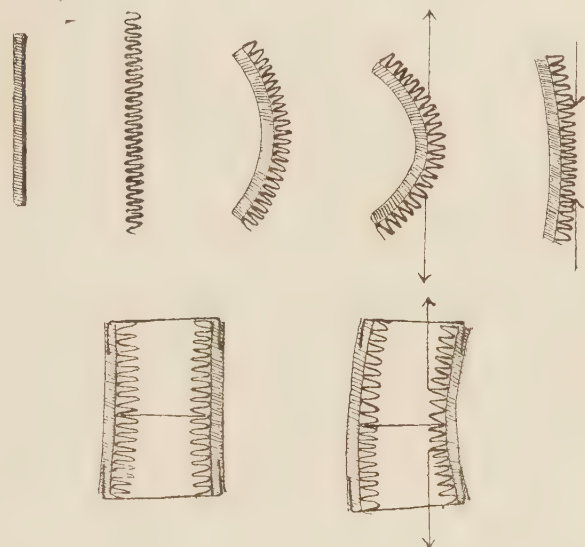


Fig. 12. — En haut : 1^{er} dessin (à partir de la gauche) : ressort a ou b ; 2^e dessin : ressort A ou B ; 3^e dessin : système aA ; 4^e dessin : système aA dans lequel la tension positive du ressort A est augmentée ; 5^e dessin : système aA dans lequel la tension positive de A est diminuée.

En bas : 6^e dessin : système aA relié au système bB ; 7^e dessin : système $aAbB$ dans lequel la tension positive du ressort A est augmentée ; l'ensemble devient concave vers l'extérieur du côté aA .

même en convexité. La comparaison entre le système aA et une demi-tige se poursuit donc sans difficulté.

Pour réaliser maintenant un dispositif présentant les diverses tensions d'une tige intacte, il faut, d'abord, grouper les deux ressorts b et B , comme a et A ; puis relier les deux systèmes aA et bB , de telle sorte que les ressorts A et B , à tension positive, soient orientés l'un vers l'autre : cette liaison peut être établie à l'aide de deux tiges métalliques, terminées chacune par deux coudes à angle droit, et dont les portions terminales s'enfoncent légèrement dans les extrémités des ressorts a et b .

Mais les deux ressorts a et b qui doivent jouer le rôle d'épiderme sont ainsi concaves vers l'extérieur. Pour qu'ils soient, comme dans une tige, parallèles entre eux, il suffit d'écartier d'une quantité convenable les milieux des ressorts A et B , puis de les maintenir de la sorte par une petite lame rigide, comme le montre le 6^e dessin de la figure 12.

Dans une tige soumise à l'excitation géotropique, la tension positive du tissu cortical augmente dans la moitié supérieure. Voyons donc, dans le dispositif expérimental, ce qui résulte de l'accroissement de la tension positive pour l'un des grands ressorts jouant le rôle du tissu cortical, pour le ressort A , par exemple. Il n'y a, pour cela, qu'à tirer dans le sens convenable sur deux fils attachés à deux spires, assez voisines l'une de l'autre, du ressort A : l'expérience montre que l'ensemble se courbe, devenant concave vers l'extérieur du côté aA (fig. 12, 7^e dessin). La courbure est bien de même sens que celle observée dans la réaction géotropique : aucune impossibilité mécanique ne s'oppose à l'interprétation que nous avons donnée de cette réaction ; les expériences précédentes en fournissent au contraire une confirmation.

§ 6. ÉTUDE HISTOLOGIQUE AU NIVEAU DE LA COURBURE GÉOTROPIQUE. — Une autre confirmation de la théorie du géotropisme que nous exposons va nous être fournie par l'étude histologique d'une tige ou d'une germination de Graminée, au niveau d'une courbure géotropique.

L'examen des cellules, au niveau d'une telle courbure, montre des différences intéressantes entre la moitié de l'organe qui devient concave et celle qui devient convexe. Dans cette dernière, les cellules sont nettement plus longues que dans l'autre moitié. Ce fait, d'ailleurs signalé par Sachs (1873) pour les nœuds de Graminées, peut être vérifié facilement sur les feuilles primordiales d'Avoine. Il suffit d'examiner, avec un microscope muni d'un oculaire micrométrique, des portions d'épiderme détachées par des coupes tangentielles, au niveau d'une courbure géotropique : les cellules épidermiques sont plus longues et plus larges sur la face convexe que sur la face concave. Mais comparons-en les dimensions avec précision, ce qui est particulièrement aisé pour la largeur.

Dans une forte courbure dont le rayon mesurait 5 millimètres pour la face concave, dix cellules de l'épiderme inférieur occupaient 110 divisions du micromètre, et dix cellules de l'épiderme supérieur n'occupaient que 87 divisions. Le rapport entre les dimensions de ces cellules valait ainsi 110 : 87, soit 1,26.

Dans une courbure un peu moins forte, à rayon de 10 millimètres, dix cellules des épidermes inférieur et supérieur occupaient respectivement 92 et 82 divisions. Le rapport correspondant en était de 92 : 82, soit 1,12.

Ainsi, au niveau d'une courbure géotropique, non seulement les cellules épidermiques inférieures sont plus grandes que les cellules épidermiques supérieures, mais la différence est d'autant plus considérable que le rayon de courbure est plus faible, c'est-à-dire que la courbure est plus forte.

Dans ces conditions, la courbure géotropique n'est-elle pas en rapport direct avec les différences que nous venons de préciser entre les cellules inférieures et les cellules supérieures, les cellules n'étant pas sensiblement plus nombreuses dans la moitié inférieure que dans la moitié supérieure, mais simplement plus grandes.

En tenant compte de l'épaisseur d'une germination d'avoine, épaisseur qui est de 1^{mm},25 en moyenne, des considérations simples de géométrie élémentaire montrent que, si la courbure

résultait uniquement de l'inégale dimension des cellules, les rayons de courbures pour la face concave seraient respectivement de $4\text{mm},72$ et $10\text{mm},25$ dans les deux cas précis que nous venons d'examiner. Or ces rayons théoriques ne diffèrent des véritables rayons, 5 millimètres et 10 millimètres, que de $0\text{mm},28$ et $0\text{mm},25$, en valeur absolue, et que de $\frac{1}{20}$ et $\frac{1}{40}$ environ en valeur relative.

J'ai effectué des mesures analogues sur celles des cellules corticales qui sont en contact avec les épidermes inférieur et supérieur. Sur une germination de $1\text{mm},5$ d'épaisseur, ayant réalisé une courbure de $4\text{mm},5$ de rayon pour la face concave, les longueurs des cellules considérées étaient entre elles comme les nombres 48,5 et 36. Le rayon de courbure, calculé comme précédemment, serait de $4\text{mm},4$, c'est-à-dire qu'il serait égal. à $\frac{1}{45}$ près, au véritable rayon.

Les rayons théoriques et véritables sont donc pratiquement égaux. Nous pouvons en conclure que :

La courbure géotropique d'une germination d'Avoine résulte de l'allongement des cellules, dans la moitié inférieure de l'organe, et non d'un accroissement du nombre de ces cellules.

Mais cet allongement des cellules inférieures est assez particulier et se distingue nettement d'une elongation habituelle. Tout accroissement des parois d'une cellule comporte d'abord un accroissement mécanique, puis ensuite une fixation de cet accroissement. L'accroissement mécanique des parois cellulaires, dans une elongation normale de tige ou de germination de Graminée, résulte d'une activité propre de ses cellules ; celles-ci, en particulier les cellules corticales, élèvent leur pression osmotique par suite de réactions chimiques ; elles absorbent alors de l'eau, accroissent par conséquent leur turgescence et distendent leurs parois. Au contraire, dans la moitié inférieure d'une germination d'Avoine qui se relève, l'accroissement mécanique ne résulte pas d'une activité propre des cellules correspondantes : c'est sous l'effort de traction, qui résulte de l'entraînement de la moitié inférieure par la moitié supérieure, que les cellules inférieures, tirées,

tendues, s'allongent : la cause de l'allongement des tissus inférieurs est bien indépendante de ceux-ci, puisque l'allongement considéré résulte de la turgescence des tissus de l'autre moitié de l'organe.

Ainsi s'explique l'anomalie qu'on observe dans les feuilles primordiales d'Avoine et dans les tiges qui effectuent une courbure géotropique : la région qui possède la plus forte turgescence n'est pas celle dont la croissance est la plus considérable.

Les conditions spéciales de la croissance au cours de la réaction géotropique permettent encore de comprendre l'origine de certaines particularités anatomiques signalées par différents botanistes.

Kohl (1894), Sachs (1873), Ciesielski (1872) ont observé que les cellules de la face qui devient concave augmentent de hauteur. Or, nous savons que la turgescence de ces cellules est considérable : elles tendent donc à accroître leur volume ; mais leur longueur et leur largeur ne peuvent varier beaucoup, gênées qu'elles sont par l'épiderme supérieur ; leur troisième dimension seule, leur hauteur, orientée normalement à l'épiderme, peut au contraire s'accroître d'une façon sensible, sous l'action de la surpression interne, de la turgescence.

Au niveau de la face inférieure qui devient convexe, les cellules sont tendues tangentiellement et, par suite, s'accroissent en surface ; par contre, leur volume n'augmente pas spécialement, puisque leur turgescence n'est pas considérable : leur surface s'accroît sans que leur volume augmente ; par suite, leur hauteur diminue. Cet aplatissement a été effectivement mis en évidence par Noll (1888), en même temps qu'il observait l'accroissement des dimensions transversales. Quant à l'accroissement en longueur déjà signalé par Sachs, nous en avons longuement parlé.

Enfin, puisque dans la moitié inférieure les cellules s'allongent notablement, leur paroi doit s'amincir. C'est ce que Wortmann (1887), Noll (1888), Kohl (1894), Mac Dougal (1897) ont observé dans les divers tissus, dans l'épiderme en particulier, de la face qui devient convexe ; cet amincissement

ne s'observe pas pour les cellules de la face qui devient concave.

§ 7. FIN DE LA RÉACTION GÉOTROPIQUE. — Maintenant que nous connaissons les effets de l'inégale répartition de la turgescence dans une tige horizontale, nous savons comment se produit la réaction géotropique ; il nous reste à préciser comment s'achève cette réaction.

Au fur et à mesure que s'effectue la courbure qui relève l'extrémité d'une tige couchée horizontalement, la position qu'occupent les grains d'amidon mobile, dans les cellules qui les renferment, se modifie progressivement. D'abord en contact avec des parois cellulaires longitudinales, ils glissent peu à peu le long de ces dernières ; et, lorsque le sommet de la tige ne fait plus qu'un angle de 45° avec la direction verticale, le nombre des grains d'amidon, en contact avec des parois longitudinales, est du même ordre de grandeur que celui des grains alors en contact avec des parois transversales.

Mais, c'est par suite de l'osmose à travers des parois longitudinales, seulement, que la turgescence prend des valeurs différentes dans les moitiés supérieure et inférieure d'une tige plus ou moins inclinée. Lorsque la tige se relève, l'osmose correspondante diminue, puisque les statolithes qui la déterminent sont de moins en moins nombreux sur les parois longitudinales et n'en recouvrent qu'une surface de plus en plus petite ; par suite, la turgescence tend à reprendre une même valeur dans les deux moitiés de la tige ; la cause qui détermine la courbure s'atténue progressivement et cesse d'exister lorsque l'organe, au moins dans sa région la plus riche en amidon mobile, est redevenu vertical : la réaction géotropique est alors achevée.

A la vérité, avec des tiges particulièrement sensibles à l'action de la pesanteur, on constate parfois que l'organe couché horizontalement se relève, puis atteint la direction verticale qu'il dépasse ; il s'immobilise bientôt pendant quelques instants, revient ensuite vers la direction verticale, qu'il peut encore dépasser légèrement ; la position définitive n'est ainsi

occupée qu'après un petit nombre d'oscillations amorties.

L'origine de ces oscillations est facile à comprendre. Nous avons rappelé, au début de ce mémoire, que le géotropisme est un phénomène d'induction : entre une excitation et la réaction correspondante s'écoule un certain temps, temps nécessaire à l'établissement, dans les tissus, d'une nouvelle répartition de l'eau en rapport avec la nouvelle position de l'amidon mobile. Inversement, dès que l'excitation géotropique est supprimée, la réaction ne s'arrête pas instantanément, l'excitation antérieure produisant encore son effet pendant quelques instants.

Lorsque, par conséquent, dans une tige qui, d'abord horizontale, se relève et atteint la direction verticale, l'excitation géotropique s'atténue, puis disparaît, la réaction se poursuit encore et entraîne légèrement l'organe au delà de la position d'équilibre. Mais alors, dans la tige maintenant inclinée dans le sens inverse de l'inclinaison primitive, les grains d'amidon déterminent une nouvelle excitation géotropique. Celle-ci, assez faible d'ailleurs, détermine à son tour une nouvelle réaction qui ramène la tige vers le haut. Si cette fois la tige ne dépasse pas la direction verticale, la réaction géotropique est terminée. Sinon, si la verticale est encore dépassée, fort peu d'ailleurs, la même série de phénomènes se reproduit : l'orientation définitive n'est définitivement atteinte qu'après un certain nombre d'oscillations de plus en plus petites.

§ 8. RÉSUMÉ DE LA RÉACTION GÉOTROPIQUE DES TIGES ET DES GERMINATIONS DE GRAMINÉES. — Résumons les traits essentiels de la réaction géotropique des tiges et des feuilles primordiales de Graminées.

La réaction géotropique résulte d'un accroissement de la turgescence dans le tissu cortical de la moitié supérieure.

De la forte différence de tension qui s'établit ainsi entre ce tissu cortical et l'épiderme adjacent résulte une tendance énergétique, pour la moitié supérieure de l'organe, à se courber vers le haut.

La moitié inférieure, malgré sa tendance propre à se courber

vers le bas, est entraînée vers le haut, sa rigidité étant plus faible que celle de la moitié supérieure.

Le relèvement de tout l'organe est ralenti par l'épiderme inférieur qui ne cède que progressivement, n'allongeant notablement ses cellules que sous la forte traction qu'il subit.

Section II

La réaction géotropique des racines.

§ 1. CROISSANCE ET RÉACTION GÉOTROPIQUE. — La réaction géotropique des tiges résulte de l'inégale répartition de l'eau et de la turgescence dans leurs tissus. En est-il de même pour les racines ?

Observons d'abord que toute courbure orientant l'extrémité d'une racine vers le bas s'accompagne nécessairement de modifications dans les longueurs respectives de ses moitiés supérieure et inférieure : une courbure géotropique ne peut donc se produire, comme pour les tiges, que dans une région suffisamment plastique. Or, c'est effectivement dans une telle zone que la réaction géotropique se produit, puisque c'est dans la région subterminale de la racine, région de croissance de l'organe.

On sait, d'autre part, par les observations précises de Sachs (1873), que, lors de la réaction géotropique d'une racine, la croissance est plus rapide pour la face supérieure que pour la face inférieure : cette croissance de la moitié supérieure est, en outre, plus active que celle d'une racine normalement orientée, c'est-à-dire verticale.

L'allongement, plus considérable pour la moitié supérieure que pour la moitié inférieure d'une racine horizontale, détermine évidemment une courbure qui dirige l'extrémité vers le bas. La réaction géotropique serait-elle, ici, un simple phénomène de croissance sans rapport avec la turgescence ? Serait-elle sans rapport avec l'amidon mobile ? Nous allons voir qu'il n'en est rien et que le rôle de la turgescence est fondamental aussi bien dans la réaction géotropique des racines que dans celle des tiges.

§ 2. TURGESCEMENT ET RÉACTION GÉOTROPIQUE.— Au chapitre de l'excitation géotropique, nous avons montré que, dans une racine placée horizontalement, la turgescence devient plus forte dans la moitié supérieure que dans la moitié inférieure. Nous savons aussi que, dans ces conditions, la moitié supérieure a tendance à se courber vers le bas et la moitié inférieure vers le haut ; mais la moitié supérieure, plus turgescente que la moitié inférieure, a tendance à effectuer une courbure plus énergique que celle-ci ; d'ailleurs plus rigide, à cause encore de sa forte turgescence, la moitié supérieure entraîne vers le bas la moitié inférieure : ainsi débute, puis se poursuit la réaction géotropique, qui oriente vers le bas l'extrémité de la racine.

La turgescence détermine dans des moitiés de tiges et dans des moitiés de racines des effets inverses : à ces effets inverses correspondent les orientations opposées des tiges et des racines. A la vérité, la convergence des deux moitiés d'une racine sectionnée longitudinalement est moins considérable que la divergence des deux moitiés d'une tige également sectionnée ; elle n'en joue pas moins un rôle considérable dans la réaction géotropique : c'est pourquoi j'en ai étudié le mécanisme avec quelque précision.

Si les deux moitiés d'une tige suffisamment riche en eau ont tendance à s'écarter l'une de l'autre, c'est, comme nous le savons, parce que l'épiderme constitue autour des tissus sous-jacents une sorte de capuchon peu extensible, qui en empêche le libre épanouissement. Or, à l'extrémité d'une racine, dans la zone de croissance qui est aussi la zone de réaction géotropique, il n'existe pas un tel capuchon emprisonnant les tissus. Les tissus jeunes qui résultent de la multiplication des cellules initiales peuvent rapidement s'épanouir et atteindre leur taille définitive : ainsi s'explique la localisation de la croissance à proximité des initiales, et par suite dans la région subterminale des racines.

Remarquons pourtant que, si l'absence d'un capuchon épidermique permet de comprendre que les deux moitiés d'une racine n'ont pas tendance à s'écarter l'une de l'autre, elle ne montre pas pourquoi ces deux moitiés ont tendance à

converger l'une vers l'autre. Lorsque la richesse en eau augmente ou diminue dans une demi-racine, lorsque, par suite, la turgescence varie, toutes les cellules devraient accroître ou réduire leurs dimensions dans les mêmes proportions ; l'ensemble devrait s'allonger ou diminuer sans effectuer de courbure.

Or, il n'en est rien, bien que ni la forme des cellules, ni la nature uniformément cellulosique de leurs parois ne permettent de connaître la cause des courbures inverses qu'effectue dans l'eau et dans une solution plasmolysante une demi-racine. Mais l'explication nous est, par contre, fournie par l'examen du contenu des cellules.

Nous savons en effet que des substances réductrices existent dans la région subterminale des racines, mais plus spécialement dans le parenchyme cortical, autour du cylindre central. Les sucres sont donc inégalement répartis : plus abondants dans la région corticale que dans la région profonde, ils déterminent une inégale répartition de la pression osmotique, celle-ci étant plus considérable à la périphérie qu'en profondeur. Dans une demi-racine placée dans l'eau, l'écorce absorbe donc relativement plus d'eau que le cylindre central ; l'accroissement en longueur qui en résulte est plus considérable pour l'écorce que pour la région profonde : une courbure convexe vers l'extérieur se produit. Dans une solution plasmolysante, les phénomènes inverses se produisent ; l'écorce perd plus d'eau et, par conséquent, devient plus courte que le cylindre central : la demi-racine devient concave vers l'extérieur.

En résumé, l'inégale répartition de la turgescence joue un rôle fondamental dans la réaction géotropique des racines, aussi bien que pour les tiges.

Dans la courbure géotropique de la racine, la moitié supérieure de l'organe, grâce à sa forte turgescence, entraîne, vers le bas, la moitié inférieure, qui ne joue ainsi dans le phénomène qu'un rôle passif.

§ 3. ÉTUDE HISTOLOGIQUE AU NIVEAU DE LA COURBURE GÉOTROPIQUE. — Bien que la réaction géotropique des

racines puisse être ramenée, comme celle des tiges, à un effet direct de la répartition de la turgescence, une difficulté est à signaler. Les courbures convexes ou concaves que peuvent faire les deux moitiés d'une racine sont moins considérables que celles faites, en sens contraire, dans des conditions analogues, par les deux moitiés d'une tige ; et pourtant, la réaction géotropique des racines peut s'effectuer plus vite que celle des tiges et par une courbe beaucoup plus accentuée. L'étude des dimensions des cellules au niveau de la courbure géotropique va nous fournir l'explication de cette anomalie et nous montrer encore l'importance de la turgescence.

Sur une racine principale de Pois chiche (*Cicer arietinum*) ayant effectué une courbure géotropique, j'ai mesuré les longueurs de quelques cellules situées les unes au voisinage de la face convexe, les autres au voisinage de la face concave. La racine mesurait à ce niveau une épaisseur de 2 millimètres : les rayons de courbure étaient de 4 millimètres environ pour la face convexe et de 2 millimètres pour la face concave. Or les cellules de la face supérieure étaient deux fois plus longues que celles de la face inférieure : les longueurs de ces cellules étaient entre elles comme les rayons des courbures dessinées par les faces correspondantes. Il en résulte que, pour la racine, comme pour la tige, l'inégal accroissement des cellules suffit pour produire la courbure géotropique.

Ce résultat ne fait, au surplus, que confirmer les observations de Sachs (1873), Macdougall (1897), etc. Mais il nous reste à trouver la cause de cet inégal allongement des cellules dans les moitiés supérieure et inférieure d'une racine placée horizontalement. Précisons donc d'abord les conditions dans lesquelles s'effectue la croissance d'une racine ordinaire. Cette croissance est sous la dépendance directe de la richesse en eau et de la turgescence des tissus, ainsi que le montre l'expérience classique suivante.

Si on fait croître une racine sur la face supérieure horizontale d'un bloc de plâtre humide, on voit que la racine dessine, dans un plan vertical, une sorte de sinusoïde. Lorsque l'extrémité de la racine touche le support, la croissance est accélérée dans la moitié inférieure, qui est en contact avec le plâtre.

humide : l'extrémité de la racine se relève. Tout contact disparaît alors entre le support et la zone de croissance : la racine s'allonge comme d'ordinaire, manifeste un géotropisme positif normal et ramène vers le bas son extrémité. Le contact avec le plâtre humide se produit de nouveau, et la même série de phénomènes recommence.

L'accélération de la croissance au niveau du plâtre humide se comprend aisément : par osmose, les cellules inférieures absorbent directement, et en quantité notable, une partie de l'eau qui imprègne le support ; leur turgescence s'accroît ainsi, et, sous la forte pression interne, les parois distendues de ces cellules jeunes augmentent progressivement leurs dimensions ; la croissance est bien accélérée.

Puisque les dimensions des cellules dépendent ainsi de la turgescence, il est clair que, dans une racine horizontale, les cellules de la moitié supérieure deviennent plus grandes que celles de la moitié inférieure, la turgescence étant plus considérable dans celles-là que dans celles-ci.

Pour conclure, l'inégale répartition de la turgescence détermine une accélération de la croissance dans la moitié supérieure d'une racine horizontale et contribue, par conséquent, à redonner à l'organe son orientation verticale.

§4. FIN DE LA RÉACTION GÉOTROPIQUE. — Recherchons maintenant ce qui détermine la fin de la réaction géotropique. Dans la racine, comme dans la tige, les grains d'amidon se déplacent dès que la courbure géotropique commence à se dessiner : d'abord en contact avec des parois cellulaires longitudinales, ils glissent progressivement et tombent sur des parois transversales. Quand l'extrémité de la racine est redevenue verticale, l'amidon mobile ne s'appuie plus que sur des parois transversales : sa répartition est alors symétrique par rapport à l'organe. L'amidon mobile ne détermine plus une inégale distribution de l'eau et de la turgescence : la réaction géotropique est terminée.

Ajoutons encore que, pour la racine toujours comme pour la tige la direction verticale atteinte pourrait être dépassée ;

une nouvelle excitation se produirait alors, déterminant une nouvelle courbure vers le bas.

§ 5. RÉSUMÉ DE LA RÉACTION GÉOTROPIQUE DES RACINES.

— En résumé, le mécanisme de la réaction géotropique des racines est le suivant :

La turgescence augmente, au voisinage de l'extrémité d'une racine horizontale, dans les différents tissus de la moitié supérieure, mais plus particulièrement dans le tissu cortical.

De la différence qui s'établit ainsi entre la turgescence de l'écorce et celle du cylindre central résulte, pour la moitié supérieure de la racine, une tendance à se courber vers le bas.

La moitié inférieure, malgré sa tendance propre, assez faible, il est vrai, à se courber vers le haut, est entraînée vers le bas, sa rigidité étant plus faible que celle de la moitié supérieure.

Enfin et surtout, de l'accroissement de la turgescence dans la moitié supérieure de l'organe résulte, pour cette moitié, un accroissement considérable des dimensions des cellules; la moitié supérieure devient ainsi plus longue que la moitié inférieure; l'extrémité de la racine est bien ramenée vers le bas.

§ 6. COMPARAISON ENTRE LES RÉACTIONS GÉOTROPIQUES DES TIGES ET DES RACINES. — Il peut être intéressant, maintenant que nous les avons étudiés séparément, de comparer entre eux les mécanismes des réactions géotropiques des tiges et des racines.

Nous avons vu que, si les tiges s'élèvent verticalement et si les racines se dirigent au contraire vers le centre de la terre, c'est, en somme, parce que les premières sont recouvertes par un épiderme et que les secondes en sont dépourvues.

On peut pourtant citer des tiges qui, du moins à certains stades de leur développement, présentent un géotropisme positif. H. Ricôme (1921) a montré, par exemple, que le sommet de jeunes pousses de Fèves étiolées se dirige vers le bas : voilà donc des tiges qui, bien que possédant un épiderme, se comportent comme des racines. Le même auteur a encore montré que des racines dont l'extrémité a été piquée avec une fine aiguille possèdent un géotropisme négatif ;

ces racines, bien que dépourvues d'épiderme, se comportent comme des tiges.

Pour pouvoir interpréter ces expériences, précisons les conditions dans lesquelles elles ont été faites. Dans la première expérience, les Fèves, développées à une lumière diffuse assez faible, présentaient les caractères essentiels de l'étiollement : pétioles et entre-nœuds allongés, et de couleur jaunâtre, folioles de faibles dimensions. Remarquons encore que la croissance des tiges était assez particulière ; l'auteur s'était en effet « proposé d'accroître artificiellement l'importance de la région de cloisonnement dans la tige, autrement dit, de réaliser des conditions telles que la multiplication des cellules se poursuive sur une plus grande longueur de la tige, au lieu de se localiser dans l'extrême sommet de l'organe ». L'extrémité de chaque tige était dirigée vers le bas dans toute la région où les massifs cellulaires étaient en voie de cloisonnement ; la tige ne devenait verticale ascendante qu'à une certaine distance du sommet, là où l'élongation commençait à être facilement observable.

Dans la seconde expérience, H. Ricôme se proposait de détruire, par une piqûre, la majeure partie des cellules en état de division active : la multiplication des cellules était ainsi fortement ralentie ; mais, par contre, un grand nombre de cellules intactes demeuraient capables d'élongation.

Observons encore, avec Ricôme, que la zone d'élongation est considérable dans les tiges, courte dans les racines, et que inversement, la région de cloisonnement cellulaire est beaucoup plus réduite dans la tige que dans la racine. Or, les racines anormales, dans la seconde expérience, présentent une forte élongation et se dirigent vers le haut ; elles se comportent comme des tiges ordinaires. Dans la première expérience, les sommets des tiges étiolées présentent, comme des racines normales, une élongation réduite et une zone de multiplication cellulaire importante : comme les racines, elles s'orientent vers le bas.

Dès lors, les conclusions suivantes de H. Ricôme sont parfaitement logiques :

1^o La pesanteur agit sur les massifs cellulaires en état d

cloisonnement de façon à orienter vers le bas aussi bien la tige que la racine ;

2^o Elle agit, au contraire, sur les zones d'élongation en les orientant vers le haut, aussi bien encore pour la tige que pour la racine ;

3^o Dans les tiges ordinaires, la zone d'élongation est plus importante que la région de cloisonnement ; c'est l'orientation vers le haut qui l'emporte ;

4^o Dans les racines ordinaires, la zone d'élongation est fort réduite, et la région de multiplication cellulaire importante : c'est l'orientation vers le bas qui se produit.

Ces conclusions sont-elles en opposition avec l'explication que je propose du géotropisme ? Mais remarquons d'abord que, pour satisfaire entièrement notre curiosité scientifique, la théorie de H. Ricôme devrait nous faire comprendre pourquoi la pesanteur n'agit pas de la même façon sur les régions de cloisonnement cellulaire et sur celles d'élongation. L'explication que Knight, il y a déjà longtemps, donnait d'une théorie analogue ne saurait être acceptée.

On peut ainsi lire dans la botanique de Duchartre : « La racine, dit Knight, ne croît en longueur que par l'addition, à son sommet, de nouvelle matière qui descend des cotylédons à l'état liquide ; la pesanteur agit suffisamment sur ce fluide ainsi que sur les fibres et les vaisseaux encore mous et flexibles pour les diriger en bas, à la pointe de la racine.

« Quant à la tige, elle s'allonge par une extension de ses parties antérieurement organisées, et ses vaisseaux ainsi que ses fibres paraissent s'allonger en proportion de la sève qu'ils reçoivent. Dès lors, il pense que si, accidentellement, une tige dévie de la verticale, la sève se ramasse du côté inférieur et y détermine, de ce côté, un plus grand allongement qui a pour effet de le redresser. »

Sans entrer dans la critique de cette théorie de Knight, théorie reprise par de Candolle (1832), discutée par Dutrochet (1837), qui entrevoyait le rôle fondamental de la turgescence, montrons simplement que les rapports qui existent entre le géotropisme et la croissance, rapports signalés par les botanistes au cours du XIX^e siècle, et même au cours du XVIII^e siècle,

par Astruc, puis étudiés avec précision par H. Ricôme (1921), sont parfaitement compatibles avec la théorie statolithique du géotropisme.

Considérons d'abord les Fèves développées à une faible lumière diffuse. Dans leurs tiges étiolées, les différences qui, au point de vue chimique, existent entre le tissu cortical, pauvre en chlorophylle, et l'épiderme sont fort réduites ; l'assimilation chlorophyllienne n'ayant pas, ici, son importance habituelle. D'autre part, la cuticule est, comme on sait, moins épaisse, moins différenciée que dans les plantes ayant toujours été normalement éclairées : la paroi externe de l'épiderme d'une tige étiolée n'est donc pas très différente d'une paroi cellulosique banale. L'épiderme constitue bien un manchon continu autour de la tige ; mais ce manchon est assez semblable, par le contenu de ses cellules et par la nature de ses parois, au tissu sous-jacent dont il suit facilement les variations de longueur.

Dès lors, les cellules corticales et médullaires qui résultent du cloisonnement des cellules initiales, au sommet de l'organe, sont moins gênées, dans leur croissance, chez les tiges étiolées que chez les tiges normales : elles peuvent s'accroître sans que l'épiderme constitue un obstacle considérable à leur épanouissement. Elles atteignent leur taille définitive assez tôt et, par suite, lorsqu'elles sont encore dans le voisinage immédiat de leur lieu d'origine : dans les tiges étiolées de Fèves, comme dans les racines ordinaires, la zone de multiplication des cellules est relativement importante par rapport à la zone d'élongation.

Si, maintenant, une tige étiolée est placée horizontalement, la turgescence s'élève, comme d'ordinaire, dans le tissu cortical de la moitié supérieure. Mais l'épiderme, peu différent du tissu cortical sous-jacent, se met rapidement en équilibre osmotique avec lui. La tendance que présente le tissu cortical à s'allonger gagne ainsi l'épiderme ; au surplus, la cuticule réduite de ce dernier n'en diminue guère l'élasticité ; et l'épiderme ne s'oppose pas, en définitive, à la croissance de l'écorce. La moitié supérieure d'une tige étiolée de Fève, placée horizontalement, s'allonge ainsi plus que la moitié inférieure : il

en résulte, pour l'organe, une orientation vers le bas et un géotropisme positif.

Étudions maintenant les racines dont la croissance a été modifiée expérimentalement. Nous avons vu que leur allongement n'est pas localisé uniquement au voisinage des initiales et qu'il s'étend à quelque distance de la coiffe. Mais, si l'on s'éloigne de l'extrémité d'une racine quelconque, on observe des variations importantes dans les tensions des tissus : sectionnant longitudinalement une racine normale et la partageant ainsi en deux moitiés, on voit que celles-ci ne convergent l'une vers l'autre que dans leur partie terminale ; à quelque distance de la coiffe, c'est une divergence qu'on observe, absolument comme pour une tige. La cause de la concavité vers l'extérieur que présente ainsi une portion non terminale de demi-racine me paraît résider dans l'assise subéreuse : par suite de la transformation progressive de ses parois qui, d'abord purement cellulodiques, se subérifient ensuite, l'assise subéreuse présente une élasticité de moins en moins considérable et, finalement, elle doit jouer, dans les déformations de la racine, le même rôle que l'épiderme dans les déformations d'une tige.

Quelle peut être, alors, la réaction géotropique d'une racine anormale dont la croissance s'étend bien au-dessus de la coiffe ? L'excitation géotropique détermine, comme d'ordinaire, un accroissement de la turgescence dans la moitié supérieure de l'organe. La forte turgescence, apparue au niveau de l'amidon mobile, près de la coiffe, se propage comme nous le savons et gagne ainsi toute la zone de croissance ; partant de la région de multiplication des cellules, elle atteint la zone d'élongation, celle-ci considérable, celle-là fort réduite. Or, dans la zone d'élongation, les tensions des tissus sont comparables à celles d'une tige normale ; l'accroissement de la turgescence dans la moitié supérieure détermine donc, comme dans la tige, une orientation vers le haut : les racines considérées possèdent un géotropisme négatif.

En résumé, on peut considérer que, dans un organe végétal, tige aussi bien que racine, le géotropisme positif intéresse bien la zone de cloisonnement cellulaire, tandis que le géotropisme

négalif caractérise la zone d'élouation. Mais l'importance relative de ces deux zones est, comme nous venons de le montrer, en rapport avec la présence ou l'absence d'un capuchon peu extensible au sommet de l'organe; ce capuchon, lorsqu'il existe, est généralement constitué par l'épiderme.

Dans une tige normale, la présence de l'épiderme détermine, d'une part, l'importance de la zone d'élouation, et, d'autre part, l'orientation vers le haut, lors de la réaction géotropique. Dans une racine ordinaire, l'absence de capuchon épidermique peu extensible détermine et l'importance de la zone de multiplication des cellules, et l'orientation de l'organe vers le bas, lors de la réaction géotropique.

En d'autres termes, la forte élouation des tiges n'est pas la cause de leur géotropisme négatif; ces deux phénomènes sont simplement conditionnés par une même particularité anatomique, la présence de l'épiderme. De même, l'importance de la zone de cloisonnements cellulaires ne détermine pas le sens de l'orientation des racines: l'une et l'autre résultent simplement encore d'une même particularité de structure, l'absence d'épiderme.

La discussion des curieuses anomalies étudiées par H. Ricôme confirme donc le rôle fondamental de la turgescence ainsi que celui de l'amidon mobile, dans le géotropisme des tiges et des racines.

Section III

La réaction géotropique des feuilles.

§ 1. RÉACTION GÉOTROPIQUE SANS TORSION DU PÉTIOLE. — Pour étudier la réaction géotropique des feuilles, considérons d'abord le cas d'une feuille dont le limbe est placé dans un plan vertical, la pointe en étant dirigée vers le haut, ainsi que nous l'avons fait au chapitre de l'excitation géotropique.

Nous avons vu que, dans une feuille orientée de la sorte, la turgescence augmente dans le tissu cortical du pétiole, mais seulement dans sa moitié morphologiquement inférieure.

Or cette moitié ressemble, en somme, à la moitié d'une tige : les différents tissus, épiderme, tissu cortical, assise à amidon mobile, faisceaux libéro-ligneux, y présentent à peu près les mêmes caractères et la même répartition. Un accroissement de la turgescence dans le tissu cortical détermine donc le même effet, c'est-à-dire une courbure concave vers l'extérieur, pour la moitié considérée. La moitié normalement inférieure du pétiole tend ainsi à se courber : elle entraîne alors dans son mouvement l'autre moitié, de même que, dans la réaction géotropique des tiges, la moitié la plus turgescente entraîne l'autre moitié et détermine par conséquent la nouvelle orientation de l'organe. Le pétiole devient donc concave du côté morphologiquement inférieur : il entraîne de la sorte tout le limbe, dont la face supérieure regarde bien alors vers le haut.

Mais, par suite d'une courbure trop énergique du pétiole, le limbe ne peut-il être entraîné au delà de sa position normale, son extrémité se dirigeant alors vers le bas ? S'il en était ainsi, la portion du pétiole qui se rattache au limbe serait, elle aussi, dirigée plus ou moins obliquement vers le bas. L'amidon mobile y deviendrait en contact avec des parois cellulaires transversales par rapport au pétiole et situées, pour chaque cellule à statolithes, du côté du limbe : son effet serait alors de déterminer un déplacement d'eau dans le sens inverse du cheminement habituel ; mais, comme nous l'avons établi en étudiant le rôle de l'amidon mobile dans la répartition de l'eau et de la turgescence, l'amidon déterminerait une déshydratation notable du tissu cortical inférieur ; la moitié inférieure du pétiole n'aurait plus tendance à devenir concave vers le bas ; elle serait moins active que la moitié supérieure, dont la tendance a toujours été de se relever. Un relèvement partiel du pétiole se produirait, entraînant, par suite, le limbe dont la mauvaise orientation serait ainsi corrigée.

Naturellement, tous ces phénomènes de courbures ne peuvent se produire que chez des organes plastiques, déformables : les feuilles ordinaires, je veux dire celles qui sont dépourvues de renflements moteurs, ne réagissent par con-

séquent à l'excitation géotropique que pendant leur période de croissance. Cette remarque s'applique non seulement au cas que nous venons d'étudier, mais encore à tous les cas d'orientation de feuilles qu'on pourrait imaginer, et, en particulier, à celui d'une feuille dont le limbe est disposé dans un plan vertical, la pointe en étant dirigée sur le côté : c'est ce cas déjà considéré lors de l'excitation géotropique que nous allons maintenant étudier.

§ 2. RÉACTION GÉOTROPIQUE PAR TORSION DU PÉTIOLE. — Nous avons vu que le limbe d'une telle feuille est ramené vers sa position normale par une déformation complexe du pétiole comportant en particulier une torsion de celui-ci sur lui-même. C'est là un nouveau type de réaction géotropique qui mérite de fixer notre attention.

Rappelons que, si on considère le plan de symétrie de la feuille, plan qui est ici horizontal, il divise le pétiole en deux moitiés, l'une inférieure, l'autre supérieure, la turgescence étant plus considérable dans celle-ci que dans celle-là. Or les effets de la turgescence sur les moitiés du pétiole nous sont déjà partiellement connus : les deux moitiés ont tendance à s'écarter l'une de l'autre ; mais la moitié supérieure, à turgescence plus forte, entraîne l'autre et, par suite, tout le pétiole et le limbe, vers le haut. Mais ce mouvement se complique d'une torsion qu'il nous faut préciser.

En vérifiant expérimentalement l'inégale répartition de la turgescence dans le pétiole considéré, nous avons laissé de côté une particularité des courbures que dessinent les deux moitiés lorsqu'on les sépare l'une de l'autre. Ces deux courbures ne sont pas planes : elles s'accompagnent d'un gauchissement en relation avec une torsion de chaque demi-pétiole. Pour chacun d'eux, la région morphologiquement supérieure s'écarte de sa position initiale, dans l'organe intact, relativement plus que la région inférieure : une torsion en résulte, qui, pour la moitié du pétiole située au-dessus du plan horizontal de symétrie, oriente vers le haut la moitié correspondante du limbe, et qui, pour l'autre moitié du pétiole, oriente vers le bas la seconde moitié du limbe. Mais la moitié

supérieure du pétiole, plus turgescente que la moitié inférieure, effectue une torsion plus considérable.

Dès lors, dans le pétiole intact, non sectionné, la première moitié, plus énergique que la seconde, entraîne partiellement celle-ci dans son mouvement propre : le pétiole se relève donc, et, d'autre part, il effectue une torsion sur lui-même qui oriente ainsi vers le haut la face supérieure du limbe.

§ 3. MÉCANISME DE LA TORSION. — La courbure et la torsion du pétiole résultent, en résumé, des déformations que ses deux moitiés ont tendance à effectuer. Ces déformations, comme celles d'une demi-tige ou d'une demi-racine, sont en rapport avec la turgescence. Recherchons donc par quel mécanisme les variations de la turgescence déterminent des modifications dans la forme d'un demi-pétiole, problème analogue à ceux que nous avons étudiés à propos des tiges et des racines.

Quand on sectionne un pétiole longitudinalement, suivant son plan de symétrie, on voit que les deux moitiés deviennent concaves vers l'extérieur. Laissant de côté, pour le moment, la torsion qui complique chacune de ces courbures, on trouve aisément la cause de ces dernières dans la ressemblance anatomique qui existe entre la tige et un pétiole : le tissu cortical est entouré ici, comme dans la tige, par un capuchon épidermique peu extensible ; de la résistance qu'oppose l'épiderme à l'épanouissement du tissu cortical adjacent résulte la concavité vers l'extérieur, ainsi que nous l'avons longuement mis en évidence.

Quant à la torsion qui accompagne la courbure d'un demi-pétiole, on ne l'observe pas pour une demi-tige. Existe-t-il entre une demi-tige et un demi-pétiole des différences de structure qui soient en rapport avec leurs formes particulières de courbures ? Or, les symétries différentes de la tige et du pétiole attirent immédiatement l'attention.

La tige présente une symétrie radiaire ; une demi-tige possède donc, schématiquement, un plan de symétrie qui la partage en deux parties égales. Quand la turgescence varie de la même manière de part et d'autre de ce plan, dans une

demi-tige, celle-ci se déforme symétriquement dans ses deux moitiés ; aucune torsion ne peut donc se produire.

Le pétiole, au contraire, présente une symétrie bilatérale ; chacune de ses moitiés ne possède plus aucune symétrie. Quand la turgescence varie dans un demi-pétiole, les tissus de la région supérieure ne se comportent pas comme ceux de la région inférieure : les déformations de demi-pétiole ne sont pas identiques à celles qu'on observerait pour une demi-tige placée dans les mêmes conditions.

Nous sommes ainsi amenés à comparer les effets d'une turgescence plus ou moins forte sur les tissus respectivement



Fig. 13. — Pétiole sectionné longitudinalement et perpendiculairement à son plan de symétrie.

inférieurs et supérieurs d'un demi-pétiole. Pour faciliter cette comparaison, étudions d'abord les effets de la turgescence sur les tissus inférieurs et supérieurs non pas d'un demi-pétiole, mais d'un pétiole entier. A cet effet, examinons, dans l'eau, un pétiole sectionné longitudinalement en deux parties,

l'une supérieure, l'autre inférieure, et toutes deux sensiblement de même épaisseur. Chacune d'elles ayant absorbé de l'eau, ayant accru sa turgescence, devient alors, à cause de son épiderme, concave vers l'extérieur ; mais l'expérience montre que les tissus supérieurs se relèvent moins que les tissus inférieurs ne s'abaissent (fig. 13). Le rôle de ceux-ci est donc plus important que le rôle de ceux-là. Leur importance relative apparaît encore dans l'expérience suivante. Lorsqu'un pétiole intact, assez peu turgescent, est plongé dans l'eau, il se déforme bientôt : s'il était, par exemple, rectiligne, il devient concave vers le côté inférieur. Dans une solution plasmolytante, il devient au contraire concave vers le haut.

Les diverses déformations qu'effectue un pétiole intact, quand sa turgescence varie, sont bien de même sens que celles qu'effectuerait, seule, sa portion inférieure, et de sens contraire à celles que présenterait, également seule, sa

portion supérieure : le rôle fondamental des tissus inférieurs est bien ainsi démontré.

L'examen de la structure du pétiole permet de comprendre pourquoi il en est ainsi. Observons d'abord que le parenchyme cortical est souvent plus développé au voisinage de l'épiderme inférieur que de l'épiderme supérieur. D'autre part, les faisceaux libéro-ligneux sont fréquemment disposés sur un arc unique qui borde le tissu cortical inférieur. L'ensemble de ce dernier et du système vasculaire présente, en somme, une grande analogie avec l'ensemble du tissu cortical et des faisceaux libéro-ligneux d'une demi-tige. Dans la région supérieure du pétiole, les faisceaux libéro-ligneux font totalement défaut ; ou bien, s'ils existent, ils sont beaucoup moins importants que dans la région inférieure. Avec son tissu cortical souvent peu développé, avec son système vasculaire fort réduit ou même nul, la région supérieure d'un pétiole peut être comparée à une demi-tige dont les éléments seraient plus ou moins atrophiés. Il est dès lors bien clair que les tissus inférieurs doivent jouer un rôle plus important que les tissus supérieurs dans toute la biologie du pétiole, et en particulier dans les diverses courbures qu'il dessine suivant sa richesse en eau.

La comparaison que nous venons de faire entre la structure du pétiole et celle de la tige va nous permettre encore, et c'est là son véritable intérêt, d'aborder le mécanisme de la torsion.

Dans le pétiole, les tissus de la portion inférieure sont donc les plus importants ; ils rappellent en outre la structure d'une demi-tige normale. Les tissus de la portion supérieure, moins importants, rappellent la structure d'une demi-tige plus ou moins atrophiée. Dans ces conditions, nous pouvons presque raisonner sur le pétiole comme s'il avait la structure d'une demi-tige : les conclusions auxquelles nous aboutirons seront, du moins en partie, applicables à un pétiole véritable.

Un pétiole est partagé par son plan de symétrie en deux moitiés qui présentent chacune, approximativement, la structure d'un quart de tige. Si ces deux moitiés étaient effec-

tivement séparées l'une de l'autre, elles dessineraient chacune une courbure concave vers l'extérieur, et plane dans son ensemble. Mais considérons la surface supérieure de chaque moitié du pétiole : dans le pétiole intact, supposé, pour simplifier l'explication, rectiligne, les deux surfaces supérieures des deux moitiés de pétiole se raccorderaient dans un même plan horizontal; après la section suivant le plan de symétrie, il n'en serait plus de même : chaque moitié du pétiole, analogue à un quart de tige, modifierait la forme de



Fig. 14. — Tige sectionnée longitudinalement en quatre parties égales, montrant le gauchissement des surfaces de sections.

sa paroi supérieure ; en particulier, un gauchissement de cette paroi se produirait forcément, le bord latéral s'en abaissant plus que le bord médian. Mieux, d'ailleurs, qu'une longue explication, le simple examen d'une tige, fendue longitudinalement en quatre parties égales qui s'écartent les unes des autres, montre bien le gauchissement de chacune des deux parois primitivement planes que possède chacun des quatre quarts de la tige (fig. 14).

Or, la surface supérieure du limbe est en continuité avec la surface du limbe. Si la section partageant le pétiole en deux parties égales intéressait également le limbe, les deux moitiés de celui-ci seraient respectivement entraînées par les deux moitiés du pétiole : en supposant la base du pétiole immobilisée, la feuille n'étant, par exemple, pas détachée de la tige, chaque moitié du pétiole, abaissant davantage son bord latéral que son bord médian, orienterait vers l'extérieur sa surface supérieure et, par suite, la surface supérieure de la portion correspondante du limbe.

Mais si, dans certaines conditions, la turgescence devenait plus forte dans une moitié du pétiole que dans l'autre, la courbure de chaque moitié, après sectionnement médian de tout l'organe, serait plus forte pour celle-là que pour celle-ci. Le gauchissement de la surface supérieure serait donc plus considérable pour la première moitié que pour la seconde, et le changement d'orientation des moitiés du limbe serait également plus considérable pour la première que pour la seconde. Essayant alors de raccorder les deux moitiés de la feuille, on observerait, pour l'organe reconstitué, une position intermédiaire entre celles occupées par les deux moitiés ; cette position serait évidemment différente de celle occupée par la feuille intacte, avant l'accroissement relatif de la turgescence dans une moitié du pétiole ; elle en différerait, en particulier, par suite d'une torsion du pétiole, moins considérable, mais de même sens que celle du demi-pétiole le plus turgescent.

Appliquons ces considérations au cas d'une feuille orientée dans un plan vertical, la pointe en étant dirigée sur le côté. La turgescence augmente, comme nous le savons, dans la moitié supérieure située au-dessus du plan de symétrie. Il en doit donc résulter une torsion du pétiole dont le sens est déterminé par le demi-pétiole le plus turgescent, c'est-à-dire par le demi-pétiole supérieur ; le limbe s'oriente ainsi vers l'extérieur, par rapport à ce dernier, c'est-à-dire vers le haut : c'est bien ce qui se produit lors de la réaction géotropique.

§ 4. FIN DE LA RÉACTION GÉOTROPIQUE. — De même que nous l'avons fait pour les tiges et les racines, ainsi que pour le premier exemple des feuilles, précisons comment prend fin la réaction géotropique.

Par suite de la torsion du pétiole sur lui-même, l'amidon mobile se déplace à l'intérieur des cellules qui le renferment, sinon dans toute l'étendue du pétiole, du moins dans sa majeure partie. Quand la torsion atteint 45°, le limbe, primitivement dans un plan vertical, est alors étalé transversalement. La répartition de l'amidon devient ainsi symétrique dans la portion du pétiole, voisine du limbe : en cette région, toute excitation géotropique disparaît par conséquent. Mais

par contre, une excitation peut persister dans la région basilaire du pétiole : là, en effet, la torsion considérée n'a pu amener une répartition symétrique de l'amidon mobile dans les deux moitiés du pétiole. Il en résulte que la réaction géotropique peut encore se poursuivre : la torsion peut continuer faisant dépasser au limbe son orientation transversale. Mais aussitôt, l'amidon mobile se déplace de nouveau, au voisinage du limbe, dans la région terminale du pétiole : la répartition symétrique de l'amidon y est troublée, une nouvelle excitation géotropique se produit ainsi, inverse de celle qui subsiste dans la région basilaire. Soit alors que le pétiole effectue dans ses régions terminale et basilaire des torsions inverses, soit que la nouvelle excitation terminale neutralise simplement l'excitation basilaire persistante, la feuille prend bientôt une orientation définitive, son limbe étant à peu près transversal.

§ 5. RÉSUMÉ DE LA RÉACTION GÉOTROPIQUE DES FEUILLES.

— Bien qu'il soit moins facile pour les feuilles que pour les tiges et les racines de résumer en quelques mots l'explication de la réaction géotropique, essayons d'en rappeler brièvement les traits essentiels.

La différence de tension qui existe normalement, dans le pétiole, entre le tissu cortical morphologiquement inférieur et l'épiderme adjacent se trouve modifiée, par suite de la perturbation qu'apporte l'excitation géotropique dans la répartition de la turgescence.

Il en résulte des déformations du pétiole donnant, au limbe, une nouvelle orientation.

Quand les variations de la turgescence et des tensions sont symétriquement réparties dans le pétiole, celui-ci oriente transversalement le limbe par une courbe plane.

Quand ces variations sont inégalement réparties dans les deux moitiés du pétiole, c'est essentiellement par une torsion de ce dernier que l'orientation transversale du limbe est obtenue.

CHAPITRE III

NATURE DE L'AMIDON MOBILE

Nous avons vu, au cours des chapitres précédents, le rôle fondamental des grains d'amidon mobile dans le géotropisme. Ce rôle résulte, en somme, de la nature chimique habituelle de l'amidon, d'une part, et de la motilité spéciale de ces grains, d'autre part. Quelle est l'origine de cet amidon particulier? Quelle est la cause de sa motilité?

§ 1. ORIGINE ET NATURE DE L'AMIDON MOBILE. — Pour comprendre comment l'amidon mobile prend naissance dans les plantes, il est utile d'en bien connaître la constitution. Examinés au microscope, les grains d'amidon ne présentent pas une structure homogène ; ils ne se colorent pas d'une manière uniforme par le réactif iodo-ioduré. De forme globuleuse, ils ne se colorent en bleu qu'en un certain nombre de points et de plages répartis à la surface des grains : les points peuvent être fort petits et assez nombreux ; les plages sont constituées par des agglomérations de points petits et nombreux, ou encore par un très petit nombre de points plus volumineux ; dans ce dernier cas, les plages font nettement saillie à la surface des grains d'amidon : ces derniers présentent, en résumé, l'aspect de leucites jeunes ; ils en ont d'ailleurs les mêmes dimensions : dans les germinations d'Avoine, ils mesurent en effet 5 microns environ de diamètre ; dans les racines d'Avoine, dans les tiges de Fèves, dans les feuilles de Haricot, ils ont également de 4 à 6 microns de diamètre. Ils présentent donc les mêmes caractères dans les divers organes et se distinguent des grains d'amidon ordinaire, souvent volumineux, qu'on trouve dans les organes riches en réserves nutritives.

Mais les leucites jeunes, qu'ils évoluent ultérieurement en

chloroleucites, en amyloleucites ou autres, existent plus spécialement dans les tissus jeunes, dans les parenchymes indifférenciés et, par suite, dans les régions encore en voie de croissance. Où trouvons-nous donc ordinairement l'amidon mobile ? Dans l'endoderme des tiges et des pétioles, à l'extrémité des racines, et justement pendant la période de croissance de ces divers organes. La localisation de l'amidon mobile présente d'ailleurs une particularité plus intéressante encore. Cet amidon existe dans l'endoderme des tiges et des pétioles ; il est donc, dans ces organes, à proximité du liber. A l'extrémité des racines, il n'est pas éloigné de la fin des vaisseaux. Dans certaines tiges, comme celles des Graminées, il est surtout abondant au niveau des nœuds, là où les vaisseaux se dissocient, se subdivisent. Dans les germinations d'Avoine, il est surtout groupé au sommet, près des derniers éléments conducteurs. En résumé, l'amidon mobile ne se trouve qu'à proximité du tissu libérien.

Ce voisinage a d'ailleurs été déjà signalé. Ainsi, Heine (1885) considérait la gaine amy lacée des tiges comme un tissu de réserves, absorbé par le liber avoisinant. Toutefois, Haberlandt n'admit pas cette interprétation, parce qu'il n'y a pas proportionnalité entre les deux tissus. La conception de Heine n'était pourtant pas invraisemblable, car les grains d'amidon mobile, une fois constitués, subissent bien une dissolution partielle.

Pour conclure, les grains d'amidon mobile ressemblent à des leucites jeunes, dans lesquels l'amidon est plus ou moins en voie de dissolution : il me semble donc logique de considérer l'amidon mobile comme un simple amidon transitoire. Les grains sont localisés dans le voisinage du liber : évidemment, le liber ne se nourrit pas aux dépens de l'amidon mobile ; tout au contraire, c'est le tissu criblé, par les matériaux qu'il apporte aux tissus voisins, qui permet la multiplication des leucites et l'élaboration de leurs réserves amy lacées.

Si l'on admet ainsi que l'amidon mobile se forme aux dépens du liber, on comprend qu'il soit plus résistant aux diverses causes de destruction que l'amidon ordinaire, ainsi qu'Haber-

landt l'a mis en évidence. Quand l'alimentation de la plante devient, par exemple, insuffisante, l'amidon mobile persiste plus longtemps que l'amidon ordinaire : cela résulte de ce que le liber renferme une réserve considérable de substances nutritives ; tant que cette réserve n'est pas totalement épuisée, les cellules voisines, et en particulier les cellules à amidon mobile, y peuvent puiser les éléments nécessaires à leur développement ; l'amidon ordinaire, qui est lui-même une substance de réserve, est par contre utilisé et disparaît ainsi rapidement dès que l'alimentation de la plante devient insuffisante.

§ 2. CAUSES DE LA MOTILITÉ DE L'AMIDON MOBILE. — Mais la différence la plus intéressante, pour nous, entre l'amidon mobile et l'amidon ordinaire, c'est la motilité du premier et l'immobilité du second. Les principales raisons invoquées pour expliquer cette motilité sont : la grosseur des grains, leur poids spécifique considérable, la grande fluidité du contenu cellulaire. Toutes ces raisons n'ont cependant pas la même importance, ainsi que nous allons le voir en les étudiant successivement.

Considérons d'abord la grosseur des grains d'amidon mobile. Ceux-ci ne sont pas plus volumineux que des leucites ordinaires, lesquels sont incapables de tomber à l'intérieur des cellules qui les renferment. Le volume des grains ne constitue donc pas une cause particulièrement importante de leur motilité. Remarquons, d'ailleurs, que la chute de l'amidon mobile, au sein du contenu cellulaire, se fait dans un milieu visqueux ; la vitesse de chute n'en est pas, par conséquent, proportionnelle au volume des grains, mais simplement à la racine cubique de ce volume (loi de Stokes) : même pour un amidon mobile assez volumineux, l'importance de la taille ne saurait être qu'accessoire.

Quant au poids spécifique des grains d'amidon mobile, son rôle n'est certainement pas négligeable : la chute des grains n'est possible que parce que leur poids spécifique est plus considérable que celui du contenu cellulaire qui les baigne. Mais un grain d'amidon mobile est-il relativement plus lourd

qu'un grain d'amidon ordinaire, ou qu'un leucite banal ? Je ne pense pas que des mesures précises aient été faites pour le mettre en évidence.

Avec la fluidité du suc cellulaire, nous abordons, par contre, une cause de motilité spécialement importante. Montrons donc qu'elle doit être plus considérable pour les cellules à amidon mobile que pour la plupart des autres cellules. La fluidité du contenu cellulaire dépend évidemment de sa richesse en eau : or la quantité d'eau que renferme une cellule résulte de l'équilibre osmotique qui s'établit entre la cellule considérée et les tissus qui l'entourent. Considérons donc, à ce point de vue, les cellules à amidon mobile : elles sont à proximité du système vasculaire, à proximité, par conséquent, d'un réservoir d'eau pratiquement illimité ; elles sont, d'autre part, riches en hydrates de carbone, et tout spécialement en sucres ; elles possèdent ainsi une pression osmotique élevée ; toutes les conditions sont bien remplies qui leur permettent d'avoir une grande richesse en eau, et par suite d'avoir un contenu particulièrement fluide.

Pour une cellule quelconque, sans amidon mobile, il n'en serait généralement pas ainsi. Soit, par exemple, une cellule située dans l'écorce d'une tige : même si sa pression osmotique s'élève, par suite, pour fixer les idées, de l'assimilation chlorophyllienne, elle ne peut pas accroître notablement sa richesse en eau ; cette eau nouvelle, elle ne la pourrait puiser qu'aux cellules voisines dont la pression osmotique, égale à la sienne, s'oppose précisément à toute sortie d'eau.

Une confirmation indirecte de l'importance de la fluidité nous est fournie par l'observation suivante. Nemec (1901), W. Ostwald (1903) ont remarqué que la vitesse de chute de l'amidon mobile diminue quand la température s'abaisse. Or on sait que la pression osmotique d'une solution varie comme sa température absolue ; elle diminue donc quand la température s'abaisse. D'autre part, l'hydrolyse de l'amidon sous l'action de l'amylase se ralentit dans les mêmes conditions : par suite, la richesse en sucre et la pression osmotique diminuent encore. L'abaissement de la température détermine donc une diminution de la quantité d'eau et de la fluidité.

dité du contenu cellulaire : dans un milieu moins fluide, plus visqueux, les grains d'amidon mobile tombent naturellement moins vite.

Enfin la fluidité du protoplasme dans les cellules à statolithes est mise en évidence non seulement par la motilité de l'amidon, mais souvent aussi par la motilité du noyau. Dans les racines de *Roripa amphibia* (fig. 6,A), dans les feuilles primordiales de *Panicum italicum* (fig. 6,B), les noyaux s'appuient sur l'amidon mobile. Dans les racines de *Pisum sativum* (fig. 4), ils sont, pour chaque cellule, en contact avec la paroi supérieure; et, comme Nemec l'a signalé, ils se déplacent vers le zénith quand l'organe est retourné.

Des diverses raisons invoquées pour expliquer la motilité de l'amidon, c'est donc la fluidité du contenu cellulaire qui me paraît la plus importante.

En résumé, il résulte de cette étude que, au point de vue chimique, l'amidon mobile n'est pas différent d'un amidon ordinaire. S'il prend naissance en certains endroits précis, c'est simplement parce que ces endroits, endoderme des tiges et des pétioles, extrémité des racines, sont à proximité des vaisseaux libériens, voie suivie normalement par les migrations des substances nutritives. S'il est plus résistant que l'amidon ordinaire, c'est encore à cause de sa situation particulièrement favorable, au voisinage immédiat du liber.

Quant à sa motilité, grâce à laquelle il joue un rôle primordial dans le géotropisme, elle ne résulte pas de propriétés spéciales à un amidon particulier. Elle provient uniquement d'un certain concours de circonstances nullement mystérieuses : présence d'amidon, corps assez lourd, à l'intérieur de cellules à contenu suffisamment fluide.

§ 3. GÉOTROPISME MALGRÉ L'ABSENCE D'AMIDON MOBILE.

— Une conséquence assez intéressante résulte immédiatement de ce qui précède. Si, par suite de certaines conditions anatomiques et physiologiques, des cellules possédaient un protoplasme assez fluide, tous les corps de densité suffisante qu'elles renferment s'appuieraient sur des parois cellulaires inférieures, comme le font les grains d'amidon mobile. Si, d'autre

part, des effets chimiques ou physiques résultaient du contact de ces corps pesants avec les parois cellulaires, les échanges qui se produisent entre les cellules considérées et les cellules voisines dépendraient de l'orientation de la plante. Comme toute la biologie d'une plante, en particulier sa croissance, est en rapport avec les échanges de cellule à cellule, on voit que la pesanteur agirait sur la structure et sur la direction des divers organes.

Ainsi, nous sommes amenés à concevoir la possibilité d'un géotropisme malgré l'absence d'amidon mobile. C'est là une conception qui n'est pas sans intérêt, car il existe effectivement des plantes, quelques Fougères et quelques Algues, qui sont douées de géotropisme et qui, pourtant, ne renferment pas d'amidon mobile. Sans vouloir étudier ici ce géotropisme particulier, rappelons seulement que Zacharias (1891), puis Giesengagen (1901) ont observé de petits corpuscules brillants toujours rassemblés à la partie inférieure de la cellule, dans les poils sensibles au géotropisme des racines de *Chara* : peut-être ces corpuscules jouent-ils le rôle de statolithes, comme nous l'imaginions plus haut.

§ 4. GÉOTROPISME ATTÉNUÉ DES BRANCHES ET DES RADICELLES. — L'étude que nous avons faite de la nature et de l'origine de l'amidon mobile va nous permettre enfin de comprendre le mécanisme du géotropisme atténué ou clinotropisme des branches et des radicelles.

On sait que les premières ramifications des tiges et racines principales, tout en étant sensibles à l'action de la pesanteur, ne se dirigent qu'obliquement, celles-ci vers le bas et celles-là vers le haut. Or, elles renferment bien de l'amidon mobile, mais en moins grande quantité que les tiges et racines principales. Pourquoi ces organes qui possèdent de l'amidon mobile ne s'orientent-ils pas exactement suivant la direction verticale ?

Remarquons d'abord que, dans une plante normale, les branches et les radicelles, apparaissant sur les parois de la tige et de la racine principales, présentent une orientation initiale différente de la direction verticale. Quand l'amidon mobile

se constitue, il s'appuie donc, en partie du moins, sur des parois cellulaires longitudinales ; la turgescence devient alors plus considérable dans la moitié supérieure de ces organes que dans la moitié inférieure ; il en résulte que les branches ont tendance à se relever et les radicules à s'abaisser. Mais les grains d'amidon mobile étant moins nombreux ici que dans la tige ou dans la racine principale, leur effet est aussi moins énergique. La moitié supérieure d'une branche ou d'une radicule possède bien une turgescence assez forte pour déterminer le début de la réaction géotropique ; mais, dès que celle-ci a commencé, la différence, déjà faible, qui existe entre les turgescences des moitiés supérieure et inférieure, diminue encore ; elle devient, par suite, insuffisante pour donner à l'organe une orientation verticale.

La position dans laquelle se fixe ainsi une branche ou une radicule ne correspond donc pas, comme pour la tige et la racine principales, à ce que nous pouvons appeler un équilibre stable. Si l'on déplace l'organe de sa position naturelle, en augmentant par exemple l'angle qu'il fait avec la direction verticale, il revient bien vers sa position primitive ; mais si, au contraire, on l'écarte de celle-ci en le rapprochant de la verticale, il garde définitivement l'orientation nouvelle qu'on lui a fait prendre : ces faits, bien connus, s'interprètent facilement dans la théorie que nous venons d'exposer du clinotropisme.

Quant aux branches et aux radicules de second ordre, c'est-à-dire celles qui sont nées sur les premières branches ou radicules, elles ne possèdent qu'un géotropisme fortement atténué : or, leur amidon mobile est précisément fort réduit. Enfin, les ramifications d'ordre supérieur, dépourvues de tout géotropisme, sont à peu près dépourvues de statolithes. Il est bien clair qu'il n'en peut être autrement, puisque c'est de la présence et de l'abondance de l'amidon mobile que résultent l'excitation ainsi que la réaction géotropiques.

Il nous reste maintenant à rechercher pourquoi les branches et les radicules renferment moins d'amidon mobile que la tige et la racine principales : une particularité intéressante du clinotropisme va nous faciliter cette étude.

Lorsque, dans une plante, le sommet de la tige principale est détruit, le bourgeon le plus vigoureux, parmi ceux qui subsistent vers le haut de la tige, donne une branche qui se redresse et devient verticale ; le phénomène est particulièrement net pour les Conifères, où Errera (1907) l'a soigneusement étudié. Lorsqu'une branche s'est ainsi relevée et a remplacé la flèche brisée d'un Pin, les autres branches conservent leur orientation habituelle ; si l'on supprime encore la flèche ainsi reconstituée, une nouvelle branche se relève à son tour : chaque bourgeon est en somme capable de se développer en un rameau vertical ; il suffit, pour qu'il en soit ainsi, que la flèche soit sectionnée juste au-dessus lui et que les bourgeons voisins soient moins vigoureux que lui ou, sinon, supprimés.

C'est, par conséquent, la présence du sommet de la tige principale qui empêche les bourgeons axillaires de donner naissance à des branches verticales. C'est de même l'existence de l'extrémité de la racine principale qui empêche les radicelles de se diriger verticalement dans le sol. Observons encore que cette action inhibitrice de la tige et de la racine principales ne s'exerce pas uniquement sur les propriétés géotropiques des branches et des radicelles : elle s'exerce aussi sur leur croissance et, par suite, sur toute leur structure définitive. C'est ainsi que les éléments cellulaires sont plus grands et le diamètre des vaisseaux plus considérable pour la tige et la racine principales que pour leurs ramifications ; mais, si l'une de ces dernières vient à remplacer l'une ou l'autre de celles-là, détruite, elle présente alors, par les dimensions de ses cellules et de ses vaisseaux, les caractères d'une tige ou d'une racine principale, ainsi que Boisrivant (1898) l'a montré avec précision.

Il est dès lors facile de comprendre l'origine des différences qui existent entre l'axe de la plante et ses ramifications, et plus spécialement de comprendre l'origine de leur inégale richesse en amidon mobile.

Comparons, à cet effet, le bourgeon terminal d'une tige principale à un bourgeon axillaire voisin du sommet. Le premier, en relation directe avec les faisceaux vasculaires, est favorisé par rapport au second ; sa nutrition est en parti-

culier grandement facilitée. Il se développe ainsi plus rapidement que les bourgeons axillaires ; il devient également plus robuste et attire alors à lui, par des phénomènes d'osmose bien connus et fréquents en biologie, la plus grande partie des matériaux qui parviennent vers le sommet de la tige ; la croissance du bourgeon axillaire considéré en devient par suite difficile. Le rameau qui résulte du développement du bourgeon terminal est donc plus précoce, plus robuste, plus abondamment pourvu de substances nutritives que les rameaux latéraux ; ses éléments cellulaires, ses vaisseaux présentent des dimensions plus considérables ; il accumule davantage de réserves, en particulier d'amidon ; il est finalement plus riche en amidon mobile que les branches voisines.

Mais, au contraire, si le bourgeon terminal est détruit, la sève qui lui serait normalement parvenue se répartit entre les bourgeons axillaires voisins du sommet. Et parmi eux, celui qui, favorisé par sa position ou pour toute autre circonstance, est le plus robuste, celui-là se développe le plus vite, attire à lui une quantité notable de substances nutritives ; le rameau qu'il fournit devient, par rapport aux rameaux voisins, plus robuste, plus riche en substances de réserves, plus riche en amidon mobile ; lui seul peut alors répondre avec assez d'énergie à l'excitation géotropique pour se dresser verticalement. Parfois, cependant, après la destruction de la flèche ou simplement du bourgeon terminal, plusieurs bourgeons axillaires voisins du sommet, s'ils sont aussi robustes l'un que l'autre, arrivent à se développer simultanément ; favorisés pourtant, par rapport aux bourgeons axillaires d'une tige principale intacte, ils peuvent chacun se dresser verticalement : on peut ainsi voir des Conifères dont plusieurs branches supérieures se relèvent en candélabre, après destruction de la flèche normale.

Des considérations de même nature s'appliqueraient aux radicules, qui sont susceptibles de remplacer la racine principale.

Rappelons enfin, pour terminer l'étude du géotropisme des branches et des radicules, que les ramifications de second ordre et celles d'ordre plus élevé ne présentent qu'un géotro-

pisme fortement atténué ou même complètement nul. Or leur amidon mobile est lui-même peu abondant ou fait totalement défaut. Sans qu'il soit nécessaire d'insister beaucoup, on comprend aisément que les ramifications de premier ordre exercent sur celles de second ordre une action inhibitrice analogue à celle qu'elles subissent elles-mêmes de la part de la tige et de la racine principales. Les ramifications de second ordre agissent à leur tour sur celles de troisième ordre : ainsi vont, s'atténuant de plus en plus, et la richesse en amidon mobile et l'intensité de la réaction géotropique dans les ramifications successives de la tige et de la racine.

En résumé, les branches et les radicules ne possèdent qu'un géotropisme atténué parce qu'elles ne contiennent de l'amidon mobile qu'en quantité insuffisante.

Elles sont ainsi relativement pauvres en amidon mobile, parce que les matières nutritives nécessaires à l'élaboration de cet amidon et qui pourraient leur parvenir sont accaparées, en grande partie, par la tige ou pour la racine principale.

Lorsque l'une ou l'autre, de la tige ou de la racine principale, est supprimée, une jeune ramification, voisine de l'extrémité, utilise la majeure partie des matériaux devenus disponibles, elle fabrique de l'amidon mobile en quantité notable ; elle peut ainsi s'orienter verticalement et remplacer alors l'organe primitif disparu.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL

Résumons à grands traits l'étude qui vient d'être faite du géotropisme.

J'ai d'abord rappelé la présence de grains d'amidon mobile dans les régions sensibles à l'excitation de la pesanteur, chez les tiges et racines principales, ainsi que chez les feuilles. Observant, d'autre part, qu'en ces mêmes régions il existe des sucres réducteurs et de l'amylase en quantité notable, j'ai recherché s'il n'existerait pas un rapport précis entre la sensibilité géotropique et la présence simultanée d'amidon mobile, de sucres et de diastase.

Dans ce but, j'ai examiné attentivement l'accroissement de la richesse en sucre qui se produit par hydrolyse de l'amidon en présence d'amylase : j'ai constaté que, par suite de la diffusion lente du sucre qui prend ainsi naissance, la répartition du sucre dans le liquide demeure assez longtemps inégale ; elle présente alors un maximum fort net au voisinage de l'amidon, et par suite vers le fond du vase. Une inégale répartition du sucre doit de même exister dans les cellules à amidon mobile.

Mais, dans ces cellules, l'amidon mobile s'appuie sur des parois protoplasmiques horizontales ; il est ainsi en contact des membranes hémi-perméables. Il était dès lors intéressant de rechercher comment se comporte, dans deux vases séparés par une membrane hémi-perméable horizontale, une même solution de sucre et d'amylase, en présence d'amidon ; l'expérience m'a montré qu'il se produit bientôt un appel d'eau à travers la membrane, cet appel étant dirigé vers l'amidon en contact avec la paroi hémi-perméable, c'est-à-dire vers le haut.

Dans les cellules à amidon mobile, il se produit de même, au niveau des parois inférieures, un appel d'eau vers le haut. Cette eau est ainsi puisée dans les tissus sous-jacents ; elle est

d'ailleurs transmise aux tissus supérieurs, par suite de l'équilibre osmotique primitif qui tend à se maintenir.

Une perturbation de la répartition de l'eau et, par suite, de la turgescence se produit donc dans tout organe déplacé de sa position normale. Dans une tige ainsi que dans une racine placées horizontalement, dans le pétiole d'une feuille dont le limbe est orienté latéralement, la richesse en eau et la turgescence deviennent ainsi plus considérables dans le tissu cortical de la moitié supérieure que dans celui de la moitié inférieure.

D'ailleurs, ces variations, qui n'apparaissent naturellement qu'au niveau de l'amidon mobile, peuvent se propager au delà : en particulier dans la portion du tissu cortical supérieure qui s'enrichit ainsi en eau, grâce à l'amidon mobile, la concentration des substances dissoutes devient moins considérable que dans la portion voisine, dépourvue d'amidon mobile ; l'équilibre osmotique qui existait antérieurement entre ces deux régions se trouve rompu ; il se rétablit alors par un passage d'eau de celle-là vers celle-ci, dont la turgescence s'accroît ainsi. L'accroissement de la turgescence dans le tissu cortical se propage de la sorte et gagne, lorsqu'elle est distincte de la zone de perception, la zone de réaction géotropique : tel est le mécanisme de la propagation de l'excitation.

Quant à la réaction géotropique, elle résulte du mécanisme suivant. L'accroissement de la turgescence dans la moitié d'une tige et d'une racine horizontales détermine, pour ces organes, une tendance à se courber respectivement vers le haut et vers le bas ; ces effets inverses d'une même cause sont en rapport avec la présence, dans la tige, et l'absence, dans la racine, d'un capuchon épidermique, celui-ci empêchant, ou du moins retardant l'épanouissement du tissu cortical adjacent.

Mais, seuls, des organes encore jeunes et plastiques peuvent se déformer facilement : on n'observe guère, en effet, de réaction géotropique des tiges et des racines que pendant leur période de croissance et dans les régions de ces organes en voie d'allongement.

La croissance normale des tiges et des racines soumises à l'excitation géotropique est, en outre, modifiée par suite de l'inégale répartition de la turgescence dans leurs tissus : cette croissance est accélérée dans la moitié inférieure d'une tige placée horizontalement, tandis qu'elle est accélérée dans la moitié supérieure d'une racine horizontale.

Courbure mécanique sous l'action de l'inégale répartition de la turgescence et croissance inégale dans les deux moitiés d'une tige ou d'une racine déplacées de leurs positions normales, tout concorde donc pour orienter verticalement ces organes, la tige vers le haut, la racine vers le bas.

Pour les feuilles, la réaction géotropique s'effectue essentiellement par une torsion du pétiole, torsion qui résulte encore de l'inégale répartition de la turgescence dans son tissu cortical.

Puisque l'amidon joue un rôle fondamental dans le géotropisme, il convient de rechercher l'origine de cet amidon et la cause de sa motilité. Par leur forme et par leur taille, les grains d'amidon mobile ressemblent à des leucites encore indifférenciés : ils me paraissent donc être des leucites jeunes, particulièrement riches en amidon à cause de leur proximité des faisceaux libériens. Quant à leur motilité, elle résulte, d'une part, de la forte densité de l'amidon, d'autre part et surtout, de la grande fluidité du protoplasme.

Dans les branches et dans les radicules, le géotropisme se manifeste avec moins d'énergie que dans la tige et la racine principales : l'amidon y est aussi moins abondant. La tige et la racine principales, qui attirent à elles une quantité considérable de sève, peuvent en effet accumuler plus de réserves et en particulier plus d'amidon mobile que ne le peuvent faire leurs ramifications, branches et radicules.

En résumé, l'excitation géotropique correspond à une chute de grains d'amidon, puis à une hydrolyse suivie de phénomènes d'osmose, c'est-à-dire à des actions mécaniques, chimiques et physiques.

La transmission de l'excitation résulte de l'établissement d'équilibres osmotiques, c'est-à-dire de phénomènes physiques.

Enfin la réaction géotropique provient de courbures méca-

niques et de modifications, mécaniques également, de la croissance habituelle; il s'agit, tout compte fait, d'actions mécaniques.

Les diverses phases du géotropisme constituent donc une succession de phénomènes purement chimiques, physiques et mécaniques.

Pour comprendre pourquoi et comment les organes végétaux peuvent s'orienter par rapport à la direction verticale, sous l'action de la pesanteur, il est inutile de leur supposer des propriétés biologiques particulières : les lois de la chimie, de la physique et de la mécanique, appliquées au protoplasme et à la paroi des cellules jeunes et en voie de croissance, suffisent pour fournir du géotropisme une explication logique.

En achevant ce travail, je dois rendre un pieux hommage à la mémoire de M. Bonnier et M. Matruchot, les maîtres vénérés qui m'ont appris à aimer la botanique, et qui ont bien voulu s'intéresser à mes premiers essais dans la recherche scientifique.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ASTRUC, cité par Duhamel du Monceau.
- BOISRIVANT. — Organes de remplacement chez les plantes (*Annales des Sciences naturelles*, 1897).
- DE CANDOLLE. — *Physiologie végétale*, 1832.
- CISIELSKI. — Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel (*Cohn's Beiträge z. Biologie*, 1871).
- CZAPEK. — Untersuchungen über Geotropismus (*Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, 1895).
- Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen (*Jahrb. f. w. Bot.*, 1898).
- Ueber der Vorgang den geotropischen Reizperception in der Wurzelspitze (*Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, 1901).
- DARWIN (CH.). — *Capacité de mouvement des plantes*, 1881.
- DARWIN (FR.). — Preliminary note on the function of the root tip in relation to geotropism (*Proceedings of Cambridge philosophical Society*, 1901).
- DO Dart. — Sur la perpendicularité des tiges par rapport à l'horizon (*Mémoires de l'Académie des Sciences*, 1700).
- MAC DOUGAL. — The curvature of roots (*Botanic Gazette*, 1897).
- DUCHARTRE. — *Éléments de botanique*, 1867.
- DUHAMEL DU MONCEAU. — Sur la direction des tiges et des racines (*la Physique des arbres*, 1758).
- DUTROCHET. — *Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des animaux et des végétaux*, 1837.
- ERRERA. — Conflits de préséance et excitations inhibitrices chez les végétaux (*Institut botanique de Bruxelles*, 1906).
- FRANK. — *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, 1868.
- GIESENHAGEN. — Ueber innere Vorgänge bei der geotropischen Krümmung der Wurzeln von Chara (*Bericht. d. deut. bot. Gesel.*, 1901).
- GRÜSS. — Ueber der Verhalten des diastatischen Enzyms in der Keimpflanzen (*Jahrb. f. w. Bot.*, 1894).
- Der Diastase in der Pflanzenkörper (*Bericht. d. deut. bot. Gesel.*, 1895).
- HABERLANDT. — Ueber die Perception des geotropischen Reizes (*Bericht. d. deut. bot. Gesel.*, 1900).
- Ueber die Statolithenfunktion der Stärkekörner (*Bericht. d. deut. bot. Gesel.*, 1902).
- Zur Statolithentheorie des Geotropismus (*Jahr. f. w. Bot.*, 1903).
- HEINE. — Ueber die physiologische Funktion Stärkesscheide (*Bericht. d. deut. bot. Gesel.*, 1885).
- HILBURG. — *Bot. Inst. Tübingen*, 1881.

- KIENITZ-GERLOFF. — Neue Studien über Plasmodesmen (*Bericht. d. deut. bot. Gesel.*, 1902).
- KNIGHT. — On the direction of the radicle and germen (*Philosophical transactions*, 1806).
- KOHL. — *Meckanik der Reizkrümmungen*, 1894.
- KRAUS (G.). — Ueber die Wassertheilung in d. Pflanze (*Naturforsch. Gesellsch. Halle*, 1879).
- KREIDL. — Weitere Beiträdelge zur Physiologie der Ohrlabyrinthes (*Wien. Akad.*, 1892, 1893).
- LECLERC DU SABLON. — *Le rôle de l'osmose en biologie* (Flammarion).
- NEMEC. — Ueber die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen (*Bericht. d. deut. bot. Gesel.*, 1900).
- Die Reizleitung und die reizleitenden Structuren (*Biologisches Centralblatt*, 1901).
- Die Perception des Schwerkraftreizes bei der Pflanzen (*Bericht. d. deut. bot. Gesel.*, 1902).
- Einiges über den Geotropismus der Wurzeln (*Beihefte zum bot. Centralblatt*, 1904).
- NOLL. — Ueber heterogene Induktion (*Versuch eines Beiträgs zum Kenntniss der Reizerscheinungen der Pflanzen*, 1892).
- PHILLIPS THOMAS. — Chemical and physical changes during geotropic response (*Bot. Gazette*, 1920).
- PICCARD. — Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze (*Jahrb. f. w. Bot.*, 1904).
- OSTWALD. — *Zoologische Jahrb.*, 1903.
- RICÔME. — Géotropisme et sensibilité (*Revue de botanique*, 1922).
- SACHS. — *Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg*, 1872.
- *Manuel de physiologie expérimentale*.
- SCHLEY. — Geopresentation and georeaction (*Bot. gaz.*, 1920).
- SMALL. — A theory of geotropism (*The new Physiologist*, 1920).
- STRASBURGER. — Ueber Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen (*Jahrb. f. w. Bot.*, 1901).
- VAN TIEGHEM. — *Botanique*.
- DE VRIES. — *Landw. Jahrb.*, 1880.
- WORTMANN. — Einige weitere Versuche über die Reizbewegungen vielzelliger Organe (*Bericht. d. deuts. bot. Gesel.*, 1887).
- ZACHARIAS. — *Flora*. 1891.
- ZAEPPFEL. — Sur la répartition des stomates dans les plantules de quelques Graminées (*C. R. Académie des Sciences*, 1914).
- L'amidon mobile et la géotropisme (*C. R. Académie des Sciences*, 1921).

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
INTRODUCTION	97
Théorie statolithique.....	98
Plan	99

CHAPITRE PREMIER L'EXCITATION GÉOTROPIQUE.

Section I.

Particularités fondamentales du géotropisme.

§ 1. Localisation de la sensibilité et de la réaction géotropiques.....	101
§ 2. Excitation, latence et réaction.....	104
§ 3. Localisation de l'amidon mobile.....	105
§ 4. Durée de chute de l'amidon mobile.....	107
§ 5. Nature de l'excitation géotropique.....	108

Section II.

Mécanisme de l'excitation géotropique.

§ 1. Amidon mobile, sucres réducteurs et amylase.....	111
§ 2. Cellules à amidon mobile et osmose.....	115
§ 3. Excitation géotropique des tiges.....	116
§ 4. Excitation géotropique des feuilles primordiales d'Avoine; propagation de l'excitation.....	118
§ 5. Excitation géotropique des racines; propagation de l'excitation...	122
§ 6. Excitation géotropique des feuilles pétiolées.....	123
§ 7. Excitation géotropique des tiges, des racines et des feuilles. Conclusions	126

Section III.

Excitation géotropique : étude expérimentale de la répartition de l'eau, de la pression osmotique et de la turgescence.

§ 1. Répartition de l'eau dans les organes soumis à l'excitation géotropique.....	127
Étude expérimentale des tiges.....	127
Étude expérimentale des feuilles primordiales d'Avoine.....	130
Étude expérimentale des racines.....	131
Étude expérimentale des feuilles.....	131
§ 2. Répartition de la pression osmotique dans les organes soumis à l'excitation géotropique.....	132

	Pages.
§ 3. Répartition de la turgescence dans les organes soumis à l'excitation géotropique	134
RÉSUMÉ DU CHAPITRE PREMIER	136

CHAPITRE II

LA RÉACTION GÉOTROPIQUE.

Section I.

La réaction géotropique des tiges et des germinations de Graminées.

§ 1. Importance du tissu cortical	137
§ 2. Croissance et réaction géotropique	138
§ 3. Turgescence et réaction géotropique	142
§ 4. Épiderme et turgescence	143
§ 5. Appareil mettant en évidence le mécanisme de la réaction géotropique	146
§ 6. Étude histologique au niveau de la courbure géotropique	150
§ 7. Fin de la réaction géotropique	154
§ 8. Résumé de la réaction géotropique des tiges et des germinations de Graminées	155

Section II.

La réaction géotropique des racines.

§ 1. Croissance et réaction géotropique	156
§ 2. Turgescence et réaction géotropique	157
§ 3. Étude histologique au niveau de la courbure géotropique	158
§ 4. Fin de la réaction géotropique	160
§ 5. Résumé de la réaction géotropique des racines	161
§ 6. Comparaison entre les réactions géotropiques des tiges et des racines	161

Section III.

La réaction géotropique des feuilles.

§ 1. Réaction géotropique sans torsion du pétiole	166
§ 2. Réaction géotropique par torsion du pétiole	168
§ 3. Mécanisme de la torsion	169
§ 4. Fin de la réaction géotropique	173
§ 5. Résumé de la réaction géotropique des feuilles	174

CHAPITRE III

NATURE DE L'AMIDON MOBILE.

§ 1. Origine et nature de l'amidon mobile	175
§ 2. Causes de la motilité de l'amidon mobile	177
§ 3. Géotropisme malgré l'absence d'amidon mobile	179
§ 4. Géotropisme atténué des branches et des racelles	180
RÉSUMÉ GÉNÉRAL	185
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	189
TABLE DES MATIÈRES	191

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTE

2^{me} Question de Géologie :

Le Métamorphisme.

Question de Zoologie :

La Mâchoire inférieure des Vertébrés.

Vu et approuvé :

Paris, le 23 mars 1923.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

M. MOLLIARD.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

P. APPELL.



